Studien über den Vorgang der Plasmolyse.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt

von

Karl Hecht
aus Mühlhausen in Thüringen.

Mit 2 Tafeln.

Halle a. S.
1912.

Referent: Prof. Dr. **G. Karsten.**

Tag der mündlichen Prüfung: 31. Januar 1912.

Die vorliegende Arbeit erscheint auch in der Zeitschrift: Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. XI, S. 137 ff. Begründer: Prof. Dr. Ferd. Cohn. Herausgeber: Prof. Dr. F. Rosen. Breslau, J. U. Kern's Verlag (Max Müller).

Meinem lieben Vater
und dem Andenken meiner lieben Mutter!

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Die herrschende Auffassung von den plasmolytischen Erscheinungen . . 1
B. Kurze Darstellung des historischen Entwicklungsganges 4
C. Zweck und Ziel der vorliegenden Arbeit 14
I. Der plasmolytische Vorgang unter besonderer Berücksichtigung des frühesten Stadiums 15
1. Methodik 15
a. Untersuchungsmethode 15
b. Fixierung und Färbung 17
c. Dauerpräparate 17
d. Abbildungen und Vergrößerungen 18
2. Untersuchungsmaterial 18
3. Die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen 19
a. Der Dehnungs- und Zerreißungsvorgang 19
b. Die Fadenbildung 22
c. Die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen im besonderen . 24
d. Der Einfluß der Konzentration des angewandten Plasmolytikums 26
e. Die Zerfallserscheinungen der Plasmafäden 27
f. Schädigungserscheinungen 29
4. Die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen bei weiteren Versuchsobjekten 31
II. Die Ursachen für das Haftenbleiben der bei der Plasmolyse entstehenden Fäden an der Zellwand 33
1. Methode und Material 34
2. Die Zellwandnetzstruktur bei Allium Cepa 35
a. Entstehung 35
b. Zerfall 38
3. Die Zellwandnetzstruktur bei weiteren Untersuchungsobjekten . . 39
4. Gründe für das netzartige Haftenbleiben von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse 43
a. Die Deplasmolyse 44
b. Die Zellwandneubildung an plasmolysierten Protoplasten von Allium Cepa 46
D. Schlußbetrachtung 51
E. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 52
Literaturnachweis 54
Figurenerklärung 56

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544726_0038

A. Die herrschende Auffassung von den plasmolytischen Erscheinungen.

Bei der Einwirkung wasserentziehender Lösungen auf Pflanzenzellen, die mit einer Membran versehen sind, trennt sich bei einer gewissen Konzentration der Außenflüssigkeit der Plasmakörper von der Zellwand. Pringsheim (1854), Nägeli (1855) und Hofmeister (1867) haben bereits diesen Vorgang verfolgt und eingehend beschrieben. Nach dem Vorschlage von de Vries (Leipzig 1877, S. 10) bezeichnet man die Ablösung des Protoplasmas von der Zellwand als Plasmolyse.

Will man sich an der Hand wissenschaftlicher Lehrbücher einen Einblick in die heute herrschende Ansicht über den plasmolytischen Vorgang verschaffen, so findet man ganz allgemein die von de Vries (Leipzig 1877) begründete Auffassung vertreten. Fast alle Autoren — Sachs (1887, S. 580), Hansen (1890, S. 287—289), Frank (1892, S. 299), Giesenhagen (1894, S. 176), Hertwig (1906, S. 68—69), Jost (1908, S. 18—19) — reproduzieren die von diesem Forscher in seiner Abhandlung „Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung“ (S. 35) und in seinem „Leerboek der Plantenkunde“ (S. 149) gegebene bildliche Darstellung der einzelnen Stadien des plasmolytischen Verlaufes. Auch das „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“ (1911, S. 159) hat in seine letzten Auflagen diese Abbildungen aufgenommen. Gleichzeitig bringt es in Anlehnung an de Vries eine Schilderung des plasmolytischen Prozesses, die sich im wesentlichen mit den Ausführungen der obengenannten Autoren deckt. Es heißt dort (S. 159): „. . . . Das läßt sich am einfachsten ausführen, wenn man die Zelle statt in Wasser in Lösungen bringt. Der Einfachheit wegen setzen wir voraus, daß der gleiche Stoff in dieser Lösung enthalten sei wie in dem Saftraum der Zelle; dann herrscht bei gleicher Konzentration beider Lösungen auch gleicher Druck innerhalb und außerhalb der Zelle, und die Spannung der Zellhaut hat aufgehört. Wird aber der Außendruck vermehrt, so verkleinert er den Saftraum so lange, bis innerhalb und außerhalb gleiche Konzentration herrscht. Das Protoplasma folgt dem sich verkleinernden Saftraum, die Zellhaut kann das nicht, und so kommt es zur Abhebung des Protoplasmas von der Zellhaut, zur sogenannten Plasmolyse (Fig. 175). Bei ihrem ersten Beginn findet sie in den Ecken der Zelle statt, späterhin löst sich das Plasma ganz von der Wand los und liegt frei im Zellinnern als Kugel oder Ellipsoid.“

Es sei gestattet, die de Vriesschen Abbildungen (Leipzig 1877, S. 35), auf denen diese Darstellung fußt, hier wiederzugeben, da diese für die vorliegende Arbeit von Wichtigkeit sind.

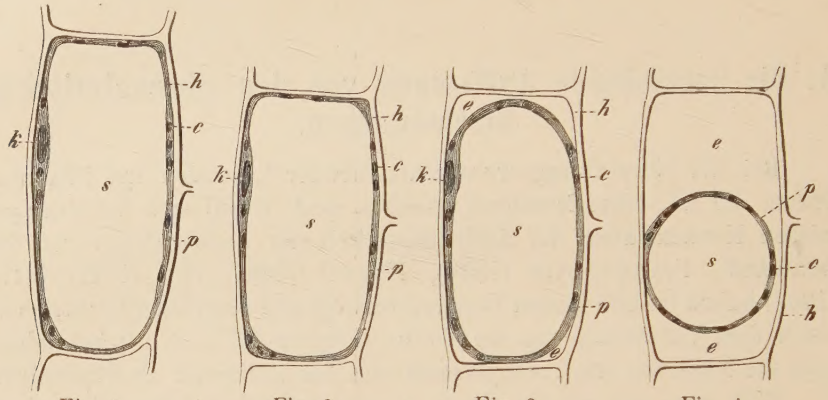


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstiels von Cephalaria leucantha. Fig. 2. Dieselbe Zelle in 4prozentiger Salpeterlösung. Fig. 3. Dieselbe Zelle in 6prozentiger Lösung. Fig. 4. Dieselbe Zelle in 10prozentiger Lösung. Fig. 1 und 4 nach der Natur, Fig. 2 und 3 schematisch. Alle im optischen Längsschnitt. h Zellhaut; p protoplasmatischer Wandbeleg; k Zellkern; c Chlorophyllkörner; s Zellsaft; e eingedrungene Salzlösung.

Die Abbildungen, welche Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie (1897, Bd. I, S. 116) als Erläuterung der Erscheinungen des plasmolytischen Prozesses bringt, beziehen sich zwar auf Wurzelzellen von Zea Mays, doch sind sie im übrigen den von de Vries gegebenen analog.

Die wissenschaftliche Bedeutung der plasmolytischen Methode besteht darin, daß sie die Möglichkeit bietet, den in Pflanzenzellen herrschenden Druck durch Vergleich zu messen. Bei der Erklärung der hierbei sich abspielenden osmotischen Vorgänge nimmt man allgemein an, daß „nicht das Gesamtplasma, sondern nur die äußerste Hautschicht für Aufnahme oder Nichtaufnahme eines Stoffes maßgebend“ ist. „Auch der Übertritt der Stoffe in den Zellsaft wird durch eine Plasmahaut (Vakuolenwand) reguliert.“ („Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“ 1911, S. 160.) Bahnbrechend sind in dieser Richtung die Arbeiten von de Vries und Pfeffer gewesen.

Besonders Pfeffer hat die Frage nach der Schicht, welche für die diosmotischen Vorgänge verantwortlich zu machen ist, eingehend behandelt. Von ihm ist in seinen „Osmotischen Untersuchungen“ (1877) die Forderung aufgestellt worden, daß „der lebende Protoplasmakörper allseitig, gegen Zellhaut und Zellsaft hin, von einer wirklichen, im nicht wachstumsfähigen Zustand widerstandsfähigen Membran umgeben

ist . . . .". (a. a. O. S. 139.) In seiner Arbeit „Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen" (1886, S. 315) spricht Pfeffer diese Hautschicht (Plasmahaut, Plasmamembran, Hyaloplasmahäutchen) als ein Organ des Protoplasmas an, welches den lebenstätigen Organismus, aber auch leblose Plasmamassen (z. B. isolierte Vakuolen) gegen ein anderes Medium, also auch gegen den Zellsaft und gegen die Zellwand, abgrenzt, und das vermöge seiner Situation auch den Stoffaustausch mit der Außenwelt zu vermitteln hat. „In dieser Tätigkeit steht es zu dem lebenstätigen Ganzen als ein selbst lebendiger Teil in dem gekennzeichneten abhängigen und dienstlichen Verhältnis . . ." Die gleichen Angaben finden sich in Pfeffers Abhandlung „Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen" (1890). Es heißt dort (S. 235): „In jedem Falle ist und bleibt die in allem Wechsel sich erhaltende Plasmahaut, wie ich das schon in früheren Arbeiten hervorhob, ein selbst lebendiges Organ des lebenden Protoplasten, welches im Dienste und in Wechselwirkung mit dem Ganzen zu funktionieren hat." Eine der Hauptaufgaben, welche Pfeffer seiner Hautschicht zuschreibt, besteht in ihrer entscheidenden Wirksamkeit bei den diosmotischen Vorgängen. „Es ist klar, daß schon die Grenzschichten des Protoplasten, also Hautschicht und Vakuolenhaut, darüber entscheiden, ob ein gelöster Körper seinen Weg ins Innere findet, und ebenso kommen in alleiniger Berührung mit diesem Grenzwall die osmotischen Leistungen der nicht eindringenden Stoffe zu Wege." (1890, S. 238.) Somit wird der Grenzschicht des Protoplasmas eine ganz besondere Bedeutung beigelegt. „. . . Die osmotischen Leistungen eines nicht eindringenden Körpers werden in jedem Falle von der Außenschicht des Protoplasmas abhängen, da die Ursache der osmotischen Leistungen durch Molekularkräfte bedingt ist, welche nur auf eine minimale Entfernung wirken." (1886, S. 315.)

Diese Hautschicht soll möglicherweise aus einer Verdichtung des Protoplasmas hervorgehen. Infolge ihrer Wachstumsfähigkeit folgt die Hautschicht einer mechanischen Dehnung wie ein zähflüssiger Körper. Das Protoplasma vermag die Substanz der Hautschicht sowohl zu bilden, wie auch zu lösen. „Die Beachtung dieses Vorganges ist unerläßlich, wenn es sich um Deutung der bekannten Erscheinungen handelt, welche bei Kontraktion von Protoplasmakörpern durch wasserentziehende Mittel beobachtet werden. Kontrahierte Protoplasmakörper zeigen bekanntlich, auch wenn die Volumenabnahme sehr ansehnlich war, doch keine gefaltete Oberfläche, und dieser Umstand würde ein schlagender Beweis gegen die Existenz einer resistenten und nur wenig elastisch gedehnten Membran sein, wenn nicht dasselbe Phänomen, infolge der auflösenden Wirkung des Protoplasmas, bei Vorhandensein einer dünnen Niederschlagsmembran herbeigeführt

werden könnte." (1877, S. 143.) Die Fähigkeit der Plasmahaut, allen Ausgestaltungen des Protoplasten gleichsam wie eine zähflüssige Masse zu folgen, steht nach Pfeffer im Zusammenhange mit der leichten gegenseitigen Verschiebbarkeit der jeweils aufbauenden Teile und der Fähigkeit des Cytoplasmas, da, wo es Flächenvergrößerung erfordert, neues Baumaterial einzuschieben, aber auch solches bei Abnahme der Oberfläche wieder in sich aufzunehmen. Ein solcher Wechsel wird damit angezeigt, daß bei weitgehendster Vergrößerung oder Verkleinerung der Oberfläche die Plasmahaut anscheinend die gleiche Dicke bewahrt. Von dem übrigen Plasma unterscheidet sich die Hautschicht dadurch, daß sie bei längerer Plasmolyse „zunächst ihre Kontinuität und ihre wesentlichen diosmotischen Eigenschaften bewahrt".

Der zurzeit herrschenden Auffassung von dem plasmolytischen Prozesse, die — wie bereits hervorgehoben wurde — auf de Vries und Pfeffers Arbeiten beruht, stehen jedoch ältere Beobachtungen gegenüber. Da eine ganze Reihe dieser Mitteilungen sich auf genau durchgeführte Untersuchungen gründet, erscheint es geboten, vorerst einen historischen Überblick über die Wandlungen, denen die Darstellung der bei der Plasmolyse sich abspielenden Vorgänge im Laufe der Zeit unterworfen gewesen ist, hier folgen zu lassen.

B. Kurze Darstellung des historischen Entwicklungsganges.

Eine der ältesten und zugleich eingehendsten Schilderungen der Erscheinungen, die uns bei der Plasmolyse entgegentreten, liegt zweifellos in der Arbeit von Pringsheim (1854) vor. — Die Art und Weise, wie die Zellen von Mohl bei seinen Untersuchungen behandelt worden waren, ist nach Pringsheim für den Irrtum, die Begrenzung des zusammengezogenen Zellinhaltes für eine Membran zu halten, verantwortlich zu machen. „Die Entstehung der Erscheinung wurde nämlich durch die starken, angewandten Reagentien zu sehr beschleunigt, und hierbei die Art und Weise übersehen, in welcher die Plasmaschicht sich allmählich von der Zellwand ablöst; kurz, man hat die Erscheinung beurteilt, wie sie rasch hervorgerufen als vollendeter Zustand erscheint, während die Beobachtung, wie die Hautschicht sich nach und nach von der Zellwand ablösend zu jenem ringsherum abgeschlossenen Gebilde wird, das als Primordialschlauch angesehen wurde, sogleich die falsche Deutung hätte zerstören müssen." Läßt man „sehr verdünnte Säuren" oder eine „sehr verdünnte Lösung von Zuckerwasser oder Kochsalz" auf das Untersuchungsmaterial einwirken, so erhält man als schließliches Endprodukt den vermeintlichen Primordialschlauch Mohls gerade ebenso gut, als

wenn man die Zellen mit starken Säuren behandelt und so die Erscheinung rasch hervorgerufen hätte. Ein derartiges langsames Verfahren bietet jedoch den großen Vorteil, das Endstadium unter den Augen des Beobachters entstehen zu sehen. „Nach und nach zieht sich die äußerste Plasmaschicht von der Zellwand zurück, aber die Scheidung erfolgt nicht wie die Trennung zweier Membranen mit glatter Begrenzung, sondern wie die Loslösung einer klebrigen Substanz von einer Haut, an der sie bisher adhärierte. Hier und da bleibt das Plasma an der Zellwand kleben, während es an anderen Stellen sich schon losgelöst hat; bald erscheint das von der Zellwand meist losgelöste, zusammenfallende Plasma nur noch durch einzelne Plasmafäden mit der Zellwand verbunden. Auch diese Fäden werden immer dünner, ziehen sich endlich entweder unter mannigfaltiger Gestaltänderung ganz von der Zellwand ab, und vereinigen sich zusammenfließend mit dem übrigen bereits losgelösten Plasma in eine gleichmäßige Schicht, oder reißen auch wohl ab, wodurch einzelne Plasmateilchen auch nach vollständiger Ablösung des sogenannten Primordialschlauches noch an der Zellwand klebend gefunden werden; bis endlich nach vollständiger Ablösung oder Abreißung sämtlicher noch vorhandener Verbindungsfäden zwischen der Zellwand und dem zusammengezogenen Inhalte die äußerste Schicht des Plasmas zu einer zusammenhängenden Lage an der äußeren Umgrenzung des übrigen Inhaltes zusammengeflossen ist, und hierdurch der Anschein, als sei der Inhalt von einer Membran umgeben, entsteht.“ Pringsheim kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schlusse: „Daß die zusammenfließende Schicht sich von der Wand bald langsamer, bald schneller ablöst; daß die zusammengeflossene Schicht bald einer lockeren, bald einer festeren Membran gleicht, das hängt so sehr von den verschiedenen Kohäsions- und Anhäufungs-Verhältnissen der Schicht selbst, und zugleich von der Beschaffenheit der angewendeten Reagentien ab, daß es nicht möglich ist, etwas allgemein Gültiges hierüber anzugeben. Nur dies steht unter allen Bedingungen fest, daß die Beobachtung der langsamen Ablösung fast in jedem einzelnen Falle gestatten wird, sich davon zu überzeugen, daß die innere Auskleidung der Zellstoffwand von einer Schicht einer schleimig-klebrigen zähflüssigen Substanz, aber nicht von einer Membran gebildet wird.“ — Die Tafeln, welche der Autor seiner Arbeit beigegeben hat, liefern einen vortrefflichen Beleg für die soeben geschilderten Verhältnisse. Im besonderen sei hier auf Tafel III, 16—21 hingewiesen. — Im Verlaufe seiner Untersuchungen hat Pringsheim bei Plasmolyse auch Plasmafäden beobachtet und abgebildet (Tafel III, 19; Cladophora glomerata), die nach frei an das Außenmedium grenzenden Zellwänden verliefen.

Nach Pringsheim beschäftigte sich Nägeli in seinen Pflanzenphysiologischen Untersuchungen (1855, S. 2 u. f.) mit den plasmolytischen Kontraktionserscheinungen. Auch er stellte fest, daß unter Einwirkung von Zuckerlösung „der Schlauch" sich nicht immer überall gleichzeitig von der Membran loslöst, sondern daß er sich oft an einzelnen Stellen abtrennt, während er an den übrigen noch längere oder kürzere Zeit mit der Zellwand in Verbindung bleibt. „Sehr häufig sind es kleine punktförmige Stellen, welche an der Membran kleben bleiben; der Schlauch zieht sich daselbst in lange Fäden aus. Wenn diese Fäden eine gewisse Dünnheit erlangt haben, so reißen sie ab und fließen mit dem Schlauch zusammen. Häufig bleibt ein Teil derselben als ein sichtbares Knötchen von Schleim an der Membran zurück." Aus diesen Tatsachen folgert Nägeli, daß die Adhäsion des Schlauches an der Membran nicht in allen Zellen und in der nämlichen Zelle nicht an allen Stellen die gleiche ist. Auch scheinen nach ihm bezüglich der Loslösung des Schlauches von der Zellwand Unterschiede zu bestehen zwischen jungen und alten Zellen, solchen mit dichten wasserärmeren und solchen mit gallertartigen wasserreichen Membranen. Ferner weisen die einzelnen Pflanzengruppen Verschiedenheiten in ihrem Verhalten gegen Plasmolytika auf. Hervorzuheben ist noch, daß der Schlauch, der sich in physikalischer Hinsicht wie ein zäher halbflüssiger, äußerst dehnbarer, dabei aber vollkommen unelastischer Schleim verhält, in der Regel den Poren inniger anhängt, als den übrigen Stellen der Membran. „Eine häufige Erscheinung ist die, daß in langgestreckten zylindrischen Zellen von fadenförmigen Algen die Schläuche sich zuerst an der Seitenfläche ablösen, und noch eine Zeitlang mit den Endflächen verbunden bleiben . . . Wenn man Zuckerlösung einwirken läßt, so trennt sich der Schlauch von der ganzen Seitenwandung ab und bleibt an den Endflächen hängen. Später trennt er sich häufig auch hier los." — Ob die Erscheinung, wie sie in der Nägelischen Tafel III, 5 zutage tritt, nämlich daß die Fäden zweier benachbarter Zellen miteinander korrespondieren, eine zufällige oder eine konstante ist, blieb Nägeli selbst zweifelhaft. Erwähnt sei schließlich, daß auch von diesem Forscher Plasmafäden, die an freien Zellwänden endigten, beobachtet worden sind. Es geht das klar aus seiner Tafel IV, 2 hervor. Dieses Bild veranschaulicht eine in Zuckerlösung plasmolysierte Scheitelzelle von Cladophora glomerata. „Der sich zusammenziehende Schlauch bleibt meistens mit 2—5 einfachen oder etwas ästigen Plasmafäden an der Decke hängen."

Hofmeister (1867, S. 13 u. f.) gibt in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle" folgende Darstellung des plasmolytischen Vorganges: „Bei Zusatz langsam wirkender Lösungen, z. B. einer verdünnten Zuckerlösung, zu dem Wasser, in welchem lebendige größere Zellen, etwa von

Fadenalgen . . . sich befinden, löset sich zunächst die oberflächliche Schicht des sich zusammenziehenden protoplasmatischen Inhaltes nur stellenweise von der Innenseite der Zellhaut; an anderen, größeren Stellen bleibt sie ihr anhaften, sodaß die kontrahierte Inhaltsmasse eine mehrfach ausgebuchtete Form erhält. Bei längerer Einwirkung der die Kontraktion hervorrufenden Ursache geht die unregelmäßige Form der zusammengezogenen protoplasmatischen Inhaltsmasse durch allmähliche Einziehung und Abrundung ihrer Vorsprünge in die sphäroidische über, vorausgesetzt, daß die Stoffe der wasserentziehenden Lösung nicht allzurasch auf die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas einwirken.“ Langsame Einwirkung des Plasmotytikums bedingt den Rückzug des protoplasmatischen Inhaltes von der Zellwand an einer oder mehreren relativ kleinen runden Stellen, sodaß zwischen Zellhaut und Inhalt „linsenförmige, mit wäßriger Flüssigkeit erfüllte Räume“ sich bilden. Auch Hofmeister betont, daß in langgestreckten Zellen (Tradescantia, Vallisneria, Fadenalgen) die Ablösung des Zellinhaltes an den langen Wänden früher als an den kurzen eintritt. „An den Endflächen bleibt der Zellinhalt, bei allen diesen Fadenalgen, zunächst in breiter Ausdehnung noch haften, von denen er erst bei weiterer Einwirkung der wasserentziehenden Lösung sich zurückzieht.“ (S. 15.) Hierbei adhärieren bisweilen kleine Stellen auch ferner an der Endfläche, sodaß bei der weiteren Kontraktion der Inhaltsmasse fädliche Fortsätze ausgezogen werden. Ein derartiges Anhaften kommt jedoch nur äußerst selten vor. — Von erheblichem Einflusse auf den plasmolytischen Verlauf sind die benutzten Lösungen. Indifferente Stoffe, z. B. Rohrzucker, lassen „bei vorsichtiger Anwendung in großer Verdünnung“ die einzelnen Stadien deutlich in Erscheinung treten. Je konzentrierter dagegen eine plasmolysierend wirkende Lösung zur Verwendung gelangt, desto gleichmäßiger vollzieht sich die Ablösung des Inhaltes von der Zellwand.

In der Folgezeit ist in bezug auf die Erforschung des plasmolytischen Vorganges nichts Neues zu verzeichnen. Pfeffer erwähnt zwar in seinen „Osmotischen Untersuchungen“ mit wenigen Worten „die unregelmäßige Gestaltung der Oberfläche, welche Protoplasmakörper, während sie sich kontrahieren, nicht selten zeigen“ (S. 144), doch geht er nicht näher auf diese Verhältnisse ein.

Im Gegensatze zu Pringsheim, Nägeli und Hofmeister vertrat dann Tangl (1879—1881) die Ansicht, die Oberfläche der von der Membran abgelösten Hüllschicht des Protoplasmas erscheine stets glatt. Diese Auffassung hinderte ihn jedoch nicht, unter normalen Quellungsverhältnissen einen Zusammenhang der in den Verbindungskanälen benachbarter Zellen befindlichen Fäden mit der hautartig ausgekleideten Oberfläche des Protoplasmas zu fordern. Denn es

wäre nach Tangl ja sehr wohl möglich, daß die Adhäsion zwischen den die Zellhaut durchziehenden Fäden und den Wänden der Verbindungskanäle stärker sei, als diejenige zwischen den Fäden und der Insertionsstelle dieser an der Oberfläche des Protoplasmas. Hierdurch würde sich ohne Schwierigkeiten das Abreißen der Fäden an den Insertionsstellen bei Ablösung der Hüllschicht von der Innenfläche der Membran erklären lassen.

Ausgehend von der herrschenden Ansicht, daß die Oberfläche des Plasmasackes nach der Kontraktion gleichmäßig glatt sei, gelang es Bower (1883) zu zeigen, daß der Plasmakörper bei der Plasmolyse ganz allgemein durch Fäden mit der Zellwand im Zusammenhange bleibt. Bower stellte fest, daß die zahlreichen Fäden, die er bei der Kontraktion zwischen Plasma und Membran zu Gesicht bekam, nicht durch das Vorhandensein von Tüpfeln in der Zellmembran bedingt seien. Ja er ging sogar so weit, eine Beziehung zwischen Fadenbildung und Verbindung benachbarter Plasmakörper in Abrede zu stellen. Zu dieser Auffassung wurde er geführt einmal durch den Umstand, daß die Fäden benachbarter Zellen nicht miteinander korrespondierten, und andererseits durch die Erscheinung, daß die freien Zellwände bei Plasmolyse ebenso reichlich mit dem Plasmakörper durch Fäden verbunden bleiben, wie die Grenzwände benachbarter Zellen. Er versuchte daher die Fadenbildung durch die Annahme einer festen, überall gleichartigen, innigen Verwachsung des Plasmakörpers mit der Zellmembran zu erklären.

Die gleichzeitig mit den Untersuchungen Bowers erschienenen Arbeiten Gardiners (1884) berichtigen die von diesem Forscher bis dahin vertretene Ansicht insofern, als in ihnen hervorgehoben wird, daß aus den bei sich kontrahierenden Protoplasten auftretenden Fäden noch keine Schlüsse auf das Vorhandensein oder Fehlen von Plasmaverbindungen gezogen werden dürften. Die Erscheinung sei vielmehr durch die Adhäsion des Plasmakörpers an der Zellwand bedingt. Gardiner stützte sich hierbei auf seine Forschungsergebnisse, die mit denen Bowers übereinstimmten.

In die Zeit der Veröffentlichung der Arbeiten der beiden letztgenannten Autoren fallen ferner Goroschankins Studien „Zur Kenntnis der Korpuskula bei den Gymnospermen“. Er beobachtete nach Einwirkung von Alkohol auf das Untersuchungsmaterial an den Protoplasten kaum wahrzunehmende unregelmäßige Ausläufer. Das Protoplasma des Korpuskulums erschien vollauf mit Ausläufern bedeckt. Aus den Ausführungen Goroschankins ist ersichtlich, daß ihm nur Plasmafäden aufgestoßen sind, die mit Tüpfelkanälen in Zusammenhang standen; zum mindesten hat er die Fäden ausschließlich zu den Tüpfeln in Beziehung gebracht.

Das gleiche tat Hillhouse (1883), welcher fand, daß „die zentrale protoplasmatische Masse“ von Zellen aus dem äußeren Parenchym von Prunus Laurocerasus nach Behandlung mit Schwefelsäure und Ammoniak-Carmin sternförmig von einer großen Anzahl von strahligen Protoplasmafäden umgeben ist. Jeder dieser Fäden füllte die erweiterte Basis eines Tüpfels.

H. de Vries bringt in seinen „Plasmolytischen Studien über die Wand der Vakuolen“ (1885, S. 471) folgende kurze Mitteilung: (Spirogyra nitida) „Bei langsamer Einwirkung erfolgt eine normale Plasmolyse. Es hebt sich das Protoplasma anfänglich an den Ecken, dann von den Endflächen, später auch von den Seitenwänden ab, indem es sich immer mehr der Kugelform nähert, diese aber nur in den kleineren Zellen wirklich erreicht. Zahlreiche äußerst feine Fäden verbinden wenigstens anfänglich die Hautschicht mit der Zellhaut. Die Chlorophyllbänder sind einander näher gerückt und dadurch häufig mehr oder weniger undeutlich geworden.“ Nägeli und Hofmeister hatten dagegen bereits festgestellt, daß die Trennung des Plasmaleibes von der Zellwand zunächst an den Längswänden (Seitenwänden) vor sich geht, während die Querwände (Endflächen) häufig noch längere Zeit innig mit dem Plasma verbunden bleiben.

Aus den de Vriesschen Tafeln ist leicht zu ersehen, daß diesem Forscher an den verschiedensten Objekten (Spirogyra XXI, 1; Vallisneria XXII, 1; Tradescantia XXII, 6; Agave XXII, 7; Allium Cepa XXII, 11) durch Plasmolyse hervorgerufene Plasmafäden zu Gesicht gekommen sind. Dieser Erscheinung wird jedoch keine weitere Bedeutung beigelegt. De Vries bezeichnet vielmehr als normale Plasmolyse auch eine ganze Reihe von Fällen, die nichts von Plasmafäden erkennen lassen (XXII, 3, 10; XXIII, 1, A; XXIV, 2, 7 A u. B).

Klebs (1886—1888) beobachtete an Zygnema-Zellen bei Plasmolyse mit Zuckerlösung sehr zahlreiche zarte „Pseudopodien“, welche bis zur Zellwand gingen. „Schon nach 24 Stunden sind sie verschwunden, augenscheinlich eingezogen, weil keine Spur von Plasmateilchen oder Körnchen sich später vorfindet; bisweilen allerdings können die Pseudopodien sich mehrere Tage erhalten.“ (a. a. O., S. 527.)

Den Ursprung der Plasmafäden, welche bei lokaler Adhäsion an die Zellwand bei plasmolytischer Kontraktion ausgezogen werden, verlegt Pfeffer (1890, S. 269) in die Hautschicht. Diese vermag ihre Oberfläche wie eine zähflüssige Masse, nötigenfalls unter Beteiligung des Cytoplasmas, zu vergrößern oder zu verkleinern.

Bower und Gardiner hatten gezeigt, daß sich Plasmafäden und Tüpfel durchaus nicht gegenseitig bedingen, daß vielmehr Plasmafäden reichlich auch überall da auftreten, wo von Tüpfeln gar keine Rede

sein kann (freie Außenwände der Zellen). Zudem ist nach Gardiner die Zahl der Plasmafäden viel zu groß, als daß nur Tüpfel als Haftstellen in Betracht kommen könnten. Demgegenüber betonte Kohl (1891), daß die Plasmafäden einzig und allein nach den Stellen hin laufen, an denen die Zellmembran von Plasma durchsetzt ist. Niemals sah er Fäden nach den an das umgebende Wasser grenzenden Zellwänden eines Spirogyra-Fadens sich erstrecken. Er behauptet, daß „der zylindrische Teil der Zellmembran immer frei von solchen Fäden bleibt, während die den Nachbarzellen anliegenden Membranpartien mehr oder weniger dicht mit Fäden besetzt sind". (S. 15.) Auch die Korrespondenz der Plasmafäden an den beiden Seiten einer Querwand führt er als Argument für die von ihm vertretene Auffassung an.

Hansteen (1892) beobachtete, daß unter Einwirkung von Alkohol auf Fucoideen-Zellen der protoplasmatische Inhalt, obwohl von den Längswänden kontrahiert, doch dicht an den Querwänden haftet. Auf Grund dieser Erscheinung forderte er, daß die „Poren" der Wände von feinen Plasmafäden durchzogen werden.

Desgleichen laufen die von Jönsson (1892) für Psoralea bituminosa geschilderten Plasmabänder einzeln jedes für sich zu Poren in der Membran. Auch Jönsson vertrat die Ansicht der Korrespondenz der Plasmastränge zweier benachbarter Zellen.

Poirault (1893, S. 212) bringt bei der Besprechung der Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen eine treffliche Abbildung der Erscheinungen, wie sie an Marattia Brongniartii unter dem Einflusse plasmolytisch wirkender Agentien zutage treten, ohne jedoch dabei auf den eigentlichen plasmolytischen Vorgang einzugehen.

Chodat und Boubier (1898) stellten plasmolytische Untersuchungen an Pflanzenzellen der verschiedensten Verwandtschaftsgruppen an. Von neuem hoben sie hervor, daß bei Plasmolyse sich das Protoplasma nicht vollständig von der Membran abhebt, sondern daß es eine Zeitlang durch mehr oder weniger zahlreiche Fäden mit derselben verbunden bleibt. Es besteht hierbei keinerlei Unterschied zwischen Zellen, die isoliert oder zu Fäden oder Geweben vereint sind. Die Bildung der Fäden kann nach Ansicht der beiden Autoren entweder darauf beruhen, daß das Ektoplasma eine visköse Beschaffenheit hat und so an der Membran adhäriert — diese Adhärenz würde durch die Plasmolyse teilweise unterbrochen werden — oder auch darauf, daß das Ektoplasma in seiner Grenzlamelle unmerklich in die Membran übergeht.

In seiner Abhandlung „Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen" beschäftigt sich Strasburger (1901) mit den plasmolytischen Erscheinungen. Er hebt hervor, daß sich bei Anwendung von Kalisalpeterlösung die Fadenbildung erst mit steigender Konzentration ein-

stellt. Bei Blättern von Mnium affine vollzog sich unter Einwirkung von 5—7prozentiger Salpeterlösung der Rücktritt der Protoplasten von den Wandungen erst nach geraumer Zeit mit glatten Umrissen, während 12prozentige Lösung raschen Rücktritt mit schönster Fadenbildung zur Folge hatte. „Wo Fäden bei der Plasmolyse ausgesponnen werden, ziehen sie sich weiterhin auf die Protoplasten zurück, können aber auch durchrissen werden und mit ihrem äußeren Teile sich auf die Zellwand zurückziehen, um dort größere oder kleinere Schleimtröpfchen zu bilden.“ (S. 565.) Der Umstand, daß bei den Prothallien Plasmafäden auch nach den freien Außenwänden gehen, macht die Ansicht, daß Fäden nur nach Plasmodesmen führen können, hinfällig.

Chodat und Boubier hatten aus der Fadenbildung auf eine klebrige Beschaffenheit der Hautschicht geschlossen. Strasburger macht demgegenüber geltend, daß sich diese Eigenschaft häufig erst bei Anwendung stärker plasmolysierender Lösungen kundgibt und somit deren Wirkung zugeschrieben werden könne. „Mit schwächeren Lösungen lassen sich, wie wir sehen, in dem gleichen Falle oft glatte Ablösungen erlangen. Also könnte Wasserentziehung die Viskosität der Hautschicht bedingen, beziehungsweise das stärkere Anhaften dieser Hautschicht an der Zellwand veranlassen.“ (S. 566.) — An dem Aufbau der Plasmafäden kann die Hautschicht unmöglich allein beteiligt sein. Es nimmt vielmehr die Grundsubstanz des sogenannten Körnerplasmas an der Fadenbildung teil. Denn einmal sind die Fäden nicht selten merklich dicker, ja mitunter viel dicker als die Hautschicht, sodaß diese allein die Fäden in solcher Dicke nicht erzeugen könnte; andererseits schließt ein solcher Faden unter Umständen körnige Bildungen ein. Bei Mnium konnte Strasburger feststellen, daß selbst einzelne Chlorophyllkörner in den Faden geraten, eventuell auch an der Zellwandung zurückbleiben, während sich ein feiner Faden zwischen der sie umschließenden und der zurückweichenden Plasmamasse bildet. Weit häufiger haften merkliche Plasmapartien, die nur kleine Körnchen führen, an der Wandung. Ein zarter Faden führt von derartigen Plasmaresten, die vorwiegend den Tüpfeln aufsitzen, nach dem kontrahierten Protoplasten. Die genaue Prüfung bezüglich der Haftstellen der Plasmafäden an der Zellwand führte zu dem Ergebnisse, daß die „bei der Plasmolyse ausgesponnenen Plasmafäden z. T. an beliebigen Stellen der Wandung, z. T. an die Plasmodesmen ansetzen. Die von den Tüpfeln ausgehenden zeichnen sich vielfach durch größere Dicke aus.“ (S. 567.) Auch sind die mit den Plasmodesmen in Verbindung stehenden Fäden dauerhafter als die anderen. Bei anhaltender Plasmolyse werden die Plasmodesmen fast stets aus der Membran herausgezogen, ein Durchreißen findet seltener statt.

Auf Grund der soeben gegebenen historischen Übersicht über die Wandlungen, denen die Darstellung und Auffassung des plasmolytischen Prozesses in den letzten 60 Jahren unterworfen gewesen ist, muß man sich zweifellos die Frage vorlegen: Welche Ursachen haben den Ausschlag für diesen Wechsel gegeben? Tatsache ist, daß die zurzeit herrschende Ansicht über den plasmolytischen Verlauf von den Mitteilungen der älteren — Pringsheim, Nägeli, Hofmeister — und der meisten neueren Autoren abweicht. War schon durch die Beobachtungen der älteren Autoren gezeigt worden, daß sich unter dem langsamen Einflusse plasmolysierend wirkender Agentien der Plasmaleib in durchaus unregelmäßiger Weise unter Ausbildung von Plasmafäden zwischen Membran und sich kontrahierendem Zelleibe allmählich von der Zellwand loslöst, so müssen demgegenüber die bildlichen und schriftlichen Darstellungen der heute gebräuchlichen wissenschaftlichen Lehrbücher die Vorstellung erwecken, als vollziehe sich bei Plasmolyse die Kontraktion des Protoplasten in glattester Form. Besonders auffallend ist es, daß man in neuerer Zeit der seit langem bekannten Erscheinung der Fadenbildung in den Fällen, wo eine solche überhaupt beobachtet worden ist, so wenig Bedeutung beigelegt hat.

Die älteren Autoren hatten ihre Aufmerksamkeit der Hauptsache nach auf die allerersten Stadien der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen gerichtet. Dieser Umstand machte eine langsame Plasmolyse und gleichzeitige Beobachtung des Untersuchungsmaterials unter dem Mikroskope erforderlich. Bei den neueren Autoren findet man nun — soweit diesbezügliche genauere Angaben vorliegen —, daß das Material erst der Beobachtung unterzogen wurde, nachdem es längere Zeit der Einwirkung des plasmolysierenden Agens ausgesetzt gewesen war. So hat Küster (1909 u. 1910) erst 18—24 Stunden nach der Einwirkung des Plasmolytikums seine Objekte untersucht; erklärlicherweise mußten ihm dabei die ersten eigentlichen plasmolytischen Kontraktionserscheinungen entgehen. Doch auch in den Arbeiten von H. de Vries finden sich an den verschiedensten Stellen Zeitangaben, die eine Beobachtung der ersten plasmolytischen Kontraktionsvorgänge von vornherein ausschließen. Es sei hier beispielsweise auf die „Plasmolytischen Studien über die Wand der Vakuolen“ (1885) hingewiesen. Meist sind in dieser Arbeit die Beobachtungen 2½ Stunde — häufig jedoch weit später — nach der ersten Einwirkung des Plasmolytikums angestellt worden. (S. u. a. „Tabelle über die Bestimmung der niedrigsten zur Plasmolyse erforderlichen Konzentration einer Salpeterlösung bei verschiedener Versuchsdauer“ S. 557.) In dem grundlegenden Werke desselben Autors „Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft“ findet sich auf S. 450 der Satz: „Die Dauer des Aufenthaltes in den Lösungen war in der Regel

zwei Stunden, wo nicht, so ist das bei den einzelnen Versuchen erwähnt.“ Auch hier ist diese Normalzeit von zwei Stunden oft beträchtlich überschritten.

Lag es wohl im Sinne der von den einzelnen Autoren jeweilig angestellten Untersuchungen, den ersten Beobachtungszeitpunkt oft weit hinauszuschieben, so darf man dabei nicht vergessen, daß dadurch die Möglichkeit, etwas Genaues über die ersten Kontraktionserscheinungen mit den daran sich anschließenden Phasen bis zur mehr oder weniger vollkommenen Abrundung der kontrahierten Protoplasten zu erfahren, stark beeinträchtigt werden mußte, sofern diese Möglichkeit nicht durch die angewandte Methode überhaupt in Frage gestellt wurde.

Der soeben hervorgehobene Unterschied in dem Beobachtungszeitpunkte gibt uns ein Erklärungsmoment für die Abweichungen zwischen den älteren und neueren Darstellungen. Denn, daß schon nach kurzer Zeit „die unregelmäßige Form der zusammengezogenen protoplasmatischen Inhaltsmasse durch allmähliche Einziehung und Abrundung ihrer Vorsprünge in die sphäroidische“ (Hofmeister 1867, S. 14) übergeht, das war bereits von Pringsheim, Nägeli und Hofmeister nachdrücklich betont worden.

In den oben (S. 2) reproduzierten Abbildungen von H. de Vries, die sich — wie schon erwähnt — in den meisten neueren Lehrbüchern finden, tragen die Fig. 2 und 3 den ausdrücklichen Vermerk „schematisch“. Dieser Vermerk „schematisch“ fehlt den Lehrbüchern von Frank, Giesenhagen, Jost und dem „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“ in der — ebenfalls auf de Vries zurückgehenden — Figurenerklärung. Sollte nicht in der einfachen Übernahme dieser bildlichen Darstellung ein weiterer Grund zu suchen sein für die gekennzeichneten Abweichungen? Sind es doch gerade die von de Vries schematisch gegebenen Figuren 2 und 3, welche für eine den tatsächlichen Verhältnissen entsprechende genaue Vorstellung des gesamten plasmolytischen Verlaufes von ausschlaggebender Bedeutung sein müßten.

Wenn sich auch die Abbildungen Pfeffers in seiner „Pflanzenphysiologie“ nicht auf Cephalaria leucantha, sondern auf Wurzelzellen von Zea Mays beziehen, so geben doch auch hier wieder die Figuren b und c nur eine schematische Darstellung, sodaß man wohl zu der Annahme berechtigt ist, daß diese bildliche Darstellung in Anlehnung an das de Vriessche Schema verfertigt worden ist.

Bedingt durch die späte Untersuchung des Beobachtungsmaterials einerseits, sowie gefördert durch die von de Vries gegebene Darstellung andererseits, konnte sich bei der ausschließlichen Berücksichtigung des Endstadiums der plasmolytischen Kontraktions-

erscheinungen die Vorstellung mehr und mehr Geltung verschaffen, daß der Plasmakörper der Zellwand einfach angedrückt sei, ohne daß eine innigere Beziehung zwischen Plasma und Membran bestehe. Diese Anschauung hat durch die Arbeiten Pfeffers über die Beteiligung des Plasmas an den diosmotischen Vorgängen zweifellos eine wesentliche Stütze erhalten. Auf diese Arbeiten ist, soweit sie hier in Betracht kommen, bereits eingegangen worden.

Schließt man sich der Ansicht an, daß das Protoplasma der Zellwand lediglich durch den im Zellsaftraume herrschenden Druck angepreßt sei, so wird man aus rein physikalischen Gründen auch der Forderung zustimmen müssen, daß nach der Aufhebung dieses Innendruckes bei langsam beginnender Plasmolyse der Plasmakörper konvex gegen die Zellwand hin sich von dieser zurückziehen muß. Liegen langgestreckte Zellen vor, so wird naturgemäß immer die Abhebung, zunächst in den Ecken beginnend, von da auf die Schmalseiten und dann erst auf die Längswände übergehen müssen. Unter derartigen Verhältnissen ist höchstens ein Haftenbleiben des Plasmakörpers an den die Zellwand durchsetzenden Tüpfeln denkbar. Nach de Vries hebt sich denn auch das Plasma bei „normaler" Plasmolyse „anfänglich an den Ecken, dann von den Endflächen, später auch von den Seitenwänden" ab, indem es sich immer mehr der Kugelform nähert. Demgegenüber stehen die Forschungsergebnisse Nägelis und Hofmeisters, die beide in langgestreckten Zellen häufig eine Ablösung des Plasmakörpers zunächst an den Seitenflächen und dann erst an den Endflächen beobachteten.

Ganz abgesehen von weiteren wesentlichen Unterschieden in der Darstellung des Loslösungsvorganges bei den älteren und neueren Autoren ist wohl hier der Ort, noch auf eine andere Abweichung hinzuweisen. Vor allem von Pringsheim und Hofmeister war die Wichtigkeit der langsamen Anwendung verdünnter plasmolysierender Lösungen betont worden, um die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen in ihren einzelnen Stadien genau in die Erscheinung treten zu lassen. Bei Strasburger findet sich jedoch die Angabe, daß — speziell für Mnium affine — die Eigenschaft der Fadenbildung häufig erst bei Anwendung stärker plasmolysierender Lösungen zutage tritt, während sich durch schwächere Lösungen oft eine glatte Ablösung des Protoplasten von der Zellwand erzielen läßt.

C. Zweck und Ziel der vorliegenden Arbeit.

Die bisherigen Ausführungen haben gezeigt, daß ein unverkennbarer Unterschied in der Darstellung und Auffassung des plasmolytischen Vorganges bei den älteren und neueren Autoren besteht. Diese Tat-

sache, sowie der Umstand, daß die Arbeiten von Pringsheim, Nägeli und Hofmeister etwa 50 Jahre zurückliegen, ließen es nicht nutzlos erscheinen, die bisherigen Angaben über den plasmolytischen Prozeß einer genauen Nachprüfung zu unterziehen. Ein derartiges Bestreben mußte zunächst dahin gehen, die allerersten Vorgänge, welche sich unter dem Einflusse plasmolytisch wirkender Lösungen in Pflanzenzellen abspielen, ins Auge zu fassen. Sodann lag es nahe, einmal den Ursachen auf den Grund zu gehen, welche die Erscheinung der Fadenbildung bei Plasmolyse hervorrufen. Daß hierfür nicht allein Tüpfel und Plasmodesmen in Frage kommen, ist bereits von verschiedenen Autoren — Bower, Gardiner, Klebs, Chodat und Boubier, Strasburger — hervorgehoben und begründet worden. Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen wird demnach eine zweifache sein:

I. Genaue Beobachtung des plasmolytischen Vorganges unter besonderer Berücksichtigung des frühesten Stadiums.

II. Ermittelung der Ursachen, welche das Haftenbleiben der bei der Plasmolyse entstehenden Fäden an der Zellwand bedingen.

I. Der plasmolytische Vorgang unter besonderer Berücksichtigung des frühesten Stadiums.

1. Methodik.

a. Untersuchungsmethode.

Für die vorliegenden Untersuchungen stand mir das große Instituts-Mikroskop, Zeiss-Jena Nr. 52548, mit apochromatischen Linsen zur Verfügung. Als Beleuchtungsquelle kam im allgemeinen eine Auerlampe zur Verwendung, deren Licht eine mit reinem Wasser gefüllte Schusterkugel auf den Spiegel des Mikroskopes konzentrierte. In den Zellen des Untersuchungsmaterials wurde die Plasmolyse durch Anwendung verschiedenprozentiger molekularer Lösungen von Kalisalpeter oder Traubenzucker herbeigeführt. Anfangs wurden meist beide Agentien nebeneinander auf ihre Wirksamkeit geprüft. Da sich bezüglich ihrer Wirkung in den ersten Stadien der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen keine bemerkbaren Unterschiede herausstellten, bevorzugte ich bald den Traubenzucker. Es machte sich nämlich bei längerer Einwirkung der Salpeterlösungen doch der schädigende Einfluß dieses Salzes geltend. Freilich war bei der Verwendung von Traubenzuckerlösungen, besonders in den warmen Sommermonaten, eine häufige Neuherstellung der Lösungen erforderlich. Dieser kleine Übelstand bei Benutzung von Traubenzucker wurde jedoch gern in Kauf genommen mit Rücksicht auf die durch

dessen Unschädlichkeit gewährleistete größere Zuverlässigkeit der Beobachtungsresultate.

Es wäre gewiß von Interesse gewesen, bei jedem einzelnen Objekte, sowie bei jedem einzelnen Versuche die Konzentrationshöhe des Plasmolytikums anzugeben. Daß dies nur in beschränktem Maße und auch dann bloß annähernd geschehen konnte, dafür gibt die eingeschlagene Methode die nähere Erläuterung. Es sollte das Ziel des ersten Teiles dieser Untersuchungen sein, den plasmolytischen Vorgang speziell in seinen frühesten Stadien einer genauen Beobachtung zu unterziehen. Aus diesem Grunde war es nicht zulässig, das Untersuchungsmaterial auch nur kurze Zeit vor der Beobachtung der plasmolysierenden Lösung auszusetzen. Diese — selbst nur kurz bemessene — Zeit würde ja unter Umständen schon genügt haben, um in den Zellen unter dem Einflusse der wasserentziehenden Lösung Veränderungen hervorzurufen. Um auch dieser Möglichkeit vorzubeugen, blieb nur ein Weg. Das Untersuchungsmaterial mußte schon vor und ganz besonders gleich zu Beginn der allerersten Einwirkung des plasmolysierenden Agens einer genauen mikroskopischen Beobachtung unterzogen werden. Es geschah dies in der Weise, daß in dem Objekte, das sich vorerst in destilliertem Wasser auf dem Objektträger unter dem Deckglase befand, auf eine Zelle, beziehungsweise einen Zellkomplex, eingestellt wurde. Erst dann wurde langsam vom Deckglasrande aus mittels eines Glasröhrchens die plasmolysierende Lösung zugesetzt und unter steter Kontrolle des Gesichtsfeldes allmählich unter dem Deckglase durchgesaugt. Bei einem derartigen Verfahren wird das Wasser nur nach und nach durch das Plasmolytikum ersetzt, wodurch eine kontinuierliche Beobachtung und Verfolgung des gesamten plasmolytischen Kontraktionsvorganges gesichert wird. Gleichzeitig bekommt man — für den Fall, daß größere Zellverbände vorliegen — bei Anwendung dieser Methode die einzelnen Stadien des plasmolytischen Prozesses nebeneinander zu Gesicht, da die Randzellen des Präparates oft schon beträchtlich plasmolysiert sind, während die Zellen weiter nach dem Inneren eben erst die Anfänge einsetzender Plasmolyse erkennen lassen. Schließlich wird ja die endgültige Konzentration, in der sich das Objekt befindet, derjenigen der angewandten Lösung gleich- oder doch annähernd gleichkommen. Alles das ist jedoch von untergeordneter Bedeutung, da es nicht im Sinne der hier angestellten Untersuchungen lag, die Endkonzentration zu ermitteln, sondern vor allem die ersten Stadien des plasmolytischen Vorganges unter dem Einflusse plasmolysierend wirkender Agentien zu erforschen. Da nun dieser ganze Prozeß aus oft sehr schnell sich ändernden ineinandergreifenden Einzelvorgängen zusammengesetzt ist, so konnten für die einzelnen Etappen bestimmte

Konzentrationsgrade der jeweilig einwirkenden Lösung nicht angegeben werden. Es mag an dieser Stelle noch darauf hingewiesen werden, daß im allgemeinen die benutzten Konzentrationen möglichst niedrig gewählt wurden, um auch dadurch einen langsamen Verlauf der Plasmolyse zu erzielen.

b. Fixierung und Färbung.

Der Versuch, die einzelnen Stadien des plasmolytischen Prozesses durch geeignete Fixierungs- und Färbemittel deutlicher zur Anschauung zu bringen, verlief zunächst resultatlos. Es war nicht möglich, auf diesem Wege die allerersten Stadien zu fixieren. Versuche, eine schnelle Abtötung mittels kochender Kalisalpeterlösung herbeizuführen, fielen negativ aus. Desgleichen war eine geeignete Fixierung mit heißem Sublimat-Alkohol nicht zu erreichen. Verdünnte Essigsäure, sowie Dämpfe von Eisessig erwiesen sich ebenfalls als unbrauchbar. Ein verwendbares Fixierungsmittel bot sich schließlich in der Osmiumchromessigsäure, von der ich einige Tropfen zu etwa 10 ccm des Plasmolytikums zusetzte. Das Untersuchungsmaterial wurde zunächst in Kalisalpeter plasmolysiert. Hierauf wurde die Fixierung und nach dem Auswaschen des Fixierungsmittels mit Salpeterlösung die Färbung mittels Eosin oder Magdalarot in Kalisalpeterlösung vollzogen. In gleicher Weise ließen sich Osmiumsäuredämpfe mit Erfolg als Fixierungsmittel anwenden. — Im weiteren Verlaufe dieser Untersuchungen stellte sich heraus, daß verdünnte Eosinlösung sehr bald direkt, ohne vorherige Anwendung von Fixierungsmitteln, besonders leicht in plasmolysierte Epidermiszellen von Allium Cepa eindringt und dabei das Plasma schön rot färbt. Andere Farbstoffe, von denen eine ganze Anzahl geprüft wurden, erwiesen sich als weniger geeignet.

Trotz zahlreicher nach dieser Richtung hin angestellter Versuche gelang es nicht, unter Benutzung von Fixierungsmitteln oder durch direkte Färbung die allerersten Stadien des plasmolytischen Prozesses zu veranschaulichen. Dieser Umstand findet dadurch seine Erklärung, daß diese Phasen schon an sich sehr schnell wechselnde Durchgangsstadien darstellen, deren rasche Veränderlichkeit durch die Einwirkung von Fixierungs- oder Färbemitteln noch bedeutend erhöht wird. Für die Erforschung der frühesten plasmolytischen Erscheinungen kam daher ausschließlich die direkte mikroskopische Beobachtung in Betracht.

c. Dauerpräparate.

Eine längere Aufbewahrung nicht fixierter Präparate in unverändertem Zustande erwies sich als undurchführbar, da schon nach sehr kurzer Zeit charakteristische, später noch eingehend zu besprechende Zerfallserscheinungen einsetzten. Auch der Versuch, gute

Präparate nach erfolgter Fixierung und Färbung in Glyzerin oder andere Medien einzubetten, schlug vollkommen fehl. Der Grund hierfür liegt in den mannigfachen tiefgreifenden Veränderungen, denen die Präparate selbst noch nach Überführung in den Dauerzustand nach allerkürzester Zeit unterworfen sind.

d. Abbildungen und Vergrößerungen.

Um ein vollkommen objektives Bild der im folgenden geschilderten Untersuchungsergebnisse zu erzielen, ist bei der bildlichen Darstellung vorwiegend die mikrophotographische Methode zur Anwendung gekommen. Doch sind dieser Arbeit auch einige mittelst Zeichenapparat angefertigte Belege beigegeben.

Bei meinen Untersuchungen benutzte ich die Vergrößerungen 62; 125; 250; 500; 1000. Diese ergaben sich aus der Kombination der Apochromat-Objektive: Brennweite 8 mm; 4 mm; 2 mm; mit den Kompensations-Okularen: 2; 4; 8.

Für die einzelnen Bilder der beiden beigefügten Tafeln ist die Vergrößerung in der Figurenerklärung besonders angegeben.

2. Untersuchungsmaterial.

Daß für die vorliegenden Untersuchungen nur vollkommen lebenskräftiges Material in Betracht kommen konnte, bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung. Das Ausgangsobjekt bildeten verschiedene Spirogyra-Arten aus den Wasserbassins des Botanischen Gartens zu Halle. Gerade bei diesen Algen zeigte es sich öfters, daß die Verwendung kränklicher Fäden das Untersuchungsergebnis wesentlich beeinträchtigte. Neben der Güte des Materials waren die Formänderungen zu berücksichtigen, die infolge der Aufhebung des Innendruckes an manchen Zellen auftraten. So mag hier eine Erscheinung besprochen werden, die wiederholt, besonders bei großzelligen Spirogyra-Arten, beobachtet werden konnte. Nach der Plasmolyse zeigten die Fäden ihrer ganzen Länge nach in sämtlichen Zellen eine Art Längsfurchung. Es stellte sich heraus, daß diese Erscheinung lediglich durch den Deckglasdruck verursacht worden war. Dieser war zustande gekommen durch das langsame Absaugen der plasmolysierenden Lösung. Wurde der als störend erkannte Druck durch Stützen des Deckglases beseitigt, dann trat niemals eine Längsfurchung auf.

Von weiteren Versuchsobjekten sind anzuführen: Epidermiszellen der Ober- und Unterseite der Zwiebelschuppen von Allium Cepa, sowie Zellen aus dem Mesenchym dieser Zwiebelschuppen. Epidermiszellen der grünen Sproßteile von Allium Cepa. Die — den soeben angeführten — entsprechenden Teile von Hyacinthus orientalis und von Tulipa Gesneriana. Epidermiszellen der Blattunterseite von Trades-

cantia discolor und Tradescantia virginica. Gelbe Kelchblätter von Eranthis hiemalis. Blätter der weißen Blütenhüllen von Galanthus nivalis und von Leucojum vernum. Epidermis der grünen Blätter der drei letztgenannten Pflanzen. Blattepidermis von Iris germanica. Epidermis- sowie Parenchymzellen von Vallisneria spiralis. Blattparenchymzellen von Agave americana. Mesenchymzellen aus den Blattstielen von Calla palustris und Nymphaea alba. Zwischenlamellen der Blatt- und Blütenstiele von Pontederia. Zellen aus dem Fruchtfleische von Symphoricarpus racemosus. Wurzelzellen sowie Epidermiszellen der Blatt- und Stengelteile von Zea Mays (Form mit rotem Zellsafte in den Epidermiszellen). Rhizoidzellen und Zellen der grünen Teile des Farnprothalliums von Dryopteris aculeata. Blätter von Mnium affine. Blattstielhaare von Cucurbita Pepo.

Zur Untersuchung gelangten fast durchgängig mit Hilfe des Rasiermessers angefertigte Schnitte der betreffenden Objekte. Nur die Epidermispräparate wurden teils durch einfaches Abziehen der Oberhaut, teils — sofern sich durch dieses Verfahren verursachte Schädigungen bemerkbar machten — durch Anfertigen geeigneter Schnitte unter Benutzung des Rasiermessers gewonnen.

Unter den oben aufgeführten Objekten nimmt Allium Cepa in der vorliegenden Arbeit eine besondere Stellung ein. An den Epidermiszellen der Zwiebelschuppen dieser Pflanze sind nämlich der Hauptsache nach die im folgenden wiedergegebenen Resultate gewonnen worden.

3. Die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen.

a. Der Dehnungs- und Zerreißungsvorgang.

Als Ausgangsmaterial für das Studium der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen dienten, wie bereits erwähnt, verschiedene Spirogyra-Arten. Bei diesen Algen gestaltet sich der plasmolytische Prozeß unter dem Mikroskope auf Grund zahlreicher Beobachtungen folgendermaßen: Läßt man zu dem Materiale, das sich in Wasser unter dem Deckglase befindet, vom Deckglasrande aus eine schwache Traubenzuckerlösung langsam zufließen, so verliert zunächst die scharfe innere Kontur der Zellwand an Deutlichkeit. Beim Beginne des Zurückweichens des Plasmaleibes sieht man zwischen diesem und der Zellwand Protoplasma sich flächenhaft ausbreiten. Nach kurzer Zeit treten in dieser homogen erscheinenden Verbindungsmasse kleine blasenartige Gebilde auf. Diese Bläschen vergrößern sich mehr und mehr, bis schließlich im weiteren Verlaufe der plasmolytischen Kontraktion das bisherige Bindeglied zwischen Zellwand und zurückweichendem Protoplasma vollständig zerreißt. Während sich dieser Vorgang abspielt, werden — bei hoher Einstellung — in der oberen Flächen-

ansicht der Zelle an verschiedenen Stellen ebenfalls größere und kleinere Blasen teilweise einzeln, teilweise in größerer Anzahl beisammen sichtbar. Fast gleichzeitig hebt sich das Zellinnere — besonders stark an den Rändern — von der Zellwand auf einigen größeren Strecken ab, während es an anderen Stellen mit derselben verbunden bleibt. Die Blasen und Bläschen verschwinden meist mit dem weiteren Fortschreiten der Plasmolyse.

Dieser hier geschilderte Verlauf der ersten plasmolytischen Kontraktionserscheinungen bei Spirogyra erinnert sehr an die Darstellungen von Pringsheim und Hofmeister. Man kann deutlich beobachten, wie sich „bei allmählicher und langsamer Einwirkung der wasserentziehenden Lösung" der protoplasmatische Inhalt „an einer oder mehreren relativ kleinen, runden Stellen" abhebt, „sodaß zwischen Zellhaut und Inhalt linsenförmige, mit wässriger Flüssigkeit erfüllte Räume sich bilden". Durch die nur stellenweise Loslösung der sich kontrahierenden Inhaltsmasse von der Zellwand erhält der Plasmaleib eine „mehrfach ausgebuchtete Form". (Hofmeister 1867, S. 14 und 15.)

Bei dem Versuche, durch Anwendung von Fixierungsmitteln die ersten Stadien des plasmolytischen Prozesses längere Zeit unverändert festzuhalten oder durch Färbung deutlicher zu machen, war meine Aufmerksamkeit auf Allium Cepa gelenkt worden, da sich die Spirogyren für Fixierungs- und Färbungsversuche wenig geeignet erwiesen. In den Epidermiszellen der Ober- und Unterseite der Zwiebelschuppen von Allium Cepa bot sich nun ein Material, das der Fixierung und Färbung weit weniger Widerstand entgegenzusetzen schien. Gleichzeitig wurde auch hier, entsprechend den Verhältnissen bei Spirogyra, die Beobachtung erleichtert durch die Einschichtigkeit der Zellverbände. Dies sicherte eine leichte Verfolgung der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen. Als Plasmolyt diente anfangs salpetersaures Kalium, später Traubenzuckerlösung.

Öfters wurde die Beobachtung bei Benutzung sehr starker Vergrößerung — naturgemäß ist dann das Gesichtsfeld auf eine engumgrenzte Stelle beschränkt — dadurch beeinträchtigt, daß sich das schon kontrahierte Protoplasma im weiteren Verlaufe der Plasmolyse durch Umlagerungen und Spannungsausgleich wieder der Zellwand anlegte. Ein solcher wiederholt beobachteter Fall soll hier beschrieben werden.

Das Untersuchungsmaterial — Epidermispräparate der Zwiebelschuppen von Allium Cepa — befand sich auf dem Objektträger in Wasser unter dem Deckglase. An den Zellen war keine irgendwie abnorme Erscheinung wahrzunehmen. Die Mikrosomen der ziemlich regelmäßigen Plasmaschicht zwischen Zellwand und Vakuole befanden

sich in strömender Bewegung. An den Schmalseiten der länglichen Zellen traten mitunter kleinere und größere Plasmaansammlungen auf, die häufig eine besonders rege Plasmaströmung erkennen ließen; einige Plasmafäden durchzogen den Zellsaft. Das Mikroskop wurde nunmehr bei starker Vergrößerung auf eine tüpfelreiche Zellwand eingestellt. Durch Zusetzen einer geringprozentigen (etwa 5prozentigen) Kalisalpeterlösung an den Rand des Deckglases und durch langsames Durchsaugen wirkte diese Lösung auf das im Wasser liegende Objekt ein. Unter dem Einflusse des Plasmolytikums wich das Plasma allmählich an den von Tüpfeln freien Stellen der Zellwand zurück, während die mit Tüpfeln besetzten Stellen von dieser Abhebung nicht betroffen wurden. Diese Erscheinung blieb einige Zeit bestehen. Die Strömung im Plasma nahm dabei ruhig ihren Fortgang. Plötzlich legte sich das Plasma an den Stellen zwischen den Tüpfeln der Zellwand wieder fest an, sodaß sich ein Bild bot, wie es vor Anwendung und Einwirkung des Plasmolytikums bestanden hatte. Daß das Rückgängigwerden der geschilderten plasmolytischen Erscheinung nicht auf einen Ausgleich in der Konzentration des Plasmolytikums und des Zellsaftes zurückgeführt werden konnte, geht schon daraus hervor, daß sich das Zurückgehen plötzlich und mit einem Male auf der ganzen Länge der beobachteten Zellwand, soweit sich diese im Gesichtsfelde befand, vollzog. Eine genaue Betrachtung des gesamten Zellbildes zeigte denn auch, daß diese spontane Veränderung ihren Grund in der Loslösung des Zellinneren auf einer größeren vorher nicht im Gesichtsfelde liegenden Zellwandstrecke hatte. Das scheinbare Rückgängigwerden der Plasmolyse an der mit Tüpfeln besetzten Zellwand erklärt sich demnach einfach so, daß durch das plötzliche Losreißen des Plasmabelages von einem größeren Teile der Zellwand der durch das Plasmolytikum erzeugte Unterdruck im Innern der Zelle, der seinen ersten Ausdruck in der Abhebung zwischen den Tüpfeln gefunden hatte, vorübergehend aufgehoben worden war. — Aus dem soeben Mitgeteilten ist ersichtlich, wie vorsichtig man bei der Beobachtung und Beurteilung plasmolytischer Kontraktionserscheinungen verfahren muß.

Als das Ergebnis einer sehr großen Anzahl übereinstimmender Beobachtungen mag nunmehr die Schilderung der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen für die Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von Allium Cepa folgen.

Die Kontraktionserscheinungen treten bei Allium Cepa in gleich klarer Weise bei Anwendung von Kalisalpeter wie bei Benutzung von Traubenzuckerlösungen zutage. Bei der Plasmolyse wurde stets in der schon wiederholt angegebenen Weise verfahren. Unter der langsamen Einwirkung der plasmolysierenden Lösung nimmt die Plasma-

schicht, die zuvor auf der Innenseite der Zellwand einen gleichmäßigen Belag gebildet hatte, allmählich merklich an Dicke zu. Die Plasmaschicht erreicht hierbei oft ungefähr die dreifache Stärke des ursprünglichen Belages. Schließlich sieht man das so gedehnte Plasma an einer oder an mehreren Stellen in seinem Inneren zerreißen. Bei diesem Vorgange handelt es sich nicht um ein einfaches Losreißen des Plasmabelages von der Zellwand, sondern die gesamte Plasmaschicht zerreißt in sich. Dieser Prozeß pflanzt sich langsam längs der Zellwand fort. Infolge der Zerreißung des Plasmas bleiben sehr oft kleinere und größere Plasmaportionen an der Zellwand haften, während sich die Hauptmasse mehr und mehr zusammenzieht. Die Strömung der Mikrosomen im Plasma wird durch den Zerreißungsprozeß nicht beeinträchtigt.

b. Die Fadenbildung.

Bei dem Beginne der Zerreißung treten die ersten Plasmafäden auf. Vielfach bilden sich am Rande des zurückweichenden Plasmas ebensoviele dickere, leicht sichtbare Stränge aus, wie Tüpfel vorhanden sind. Diese Plasmafäden sind bereits von früheren Autoren erwähnt und abgebildet worden. Erst bei genauerer Beobachtung unter den günstigsten optischen Verhältnissen erkennt man, auch ohne Färbung, neben diesen dickeren Strängen noch äußerst feine Fäden zwischen dem kontrahierten Plasmakörper und der Zellwand. Diese überaus zahlreichen, dabei aber sehr zarten Fäden verlaufen teils den dickeren Strängen parallel, teils führen sie, an diesen dickeren Strängen ansetzend, zu beliebigen Stellen der Membran. Als Haftstellen sowohl der gröberen, als auch der feineren Plasmafäden kommen durchaus nicht allein Tüpfel und Plasmodesmen in Betracht. Denn einerseits läßt sich in mit Tüpfeln ausgestatteten Zellen deutlich feststellen, daß ein sehr großer Teil der Fäden an solchen Stellen der Zellwände endigt, die nicht von Tüpfeln durchsetzt sind, andererseits weisen auch diejenigen Zellen, die überhaupt keine Tüpfelung und Plasmodesmendurchgänge erkennen lassen, in sehr großer Zahl starke und zarte Plasmafäden auf, sodaß das Auftreten solcher Fäden nicht ausschließlich auf das Vorhandensein von Durchgangsstellen in der Membran zweier benachbarter Zellen zurückgeführt werden kann. Ferner ließ sich — zunächst für Allium Cepa — stets mit größter Sicherheit der Nachweis erbringen, daß auch zahlreiche Plasmafäden in den Zellverbänden, wie sie in den Epidermiszellen der Zwiebelschuppen vorliegen, nach der Ober- und Unterseite der einzelnen Zellen verlaufen. Hierbei ist unter Oberseite der Zelle diejenige Seite des Epidermishäutchens verstanden, welche, solange die Epidermis noch nicht von der Schuppe losgelöst ist, frei an das Außenmedium (Luft)

grenzt. Die Unterseite ist dadurch gekennzeichnet, daß sie den Mesenchymzellen der Schuppe auflagert. Wäre somit für die Unterseite des Epidermishäutchens das Vorhandensein von Tüpfelkanälen und Plasmodesmenverbindungen immerhin denkbar, so ist etwas derartiges für die freie Epidermisseite wohl völlig ausgeschlossen. Trotz alledem erstrecken sich — wie schon hervorgehoben — von dem kontrahierten Plasmakörper aus sowohl nach der Oberseite, als auch nach der Unterseite feine Plasmafäden in überaus großer Anzahl.

Durch direkte Färbung mit Eosin, ohne besondere vorhergehende Fixierung, lassen sich die Plasmafäden leichter sichtbar machen, sodaß sie photographiert werden können. (Vergl. Fig. 1 u. 3, Tafel I.) In allen den Fällen, in denen bei flüchtiger Betrachtung gar keine Verbindung des zurückgewichenen Plasmakörpers mit der Wand vorhanden zu sein scheint, treten durch Eosinbehandlung doch die feinen Fäden, die das scheinbar glatt abgehobene Plasma mit der Zellwand verbinden, deutlich hervor. Nachdem dieser Nachweis erst einmal sicher geführt war, konnte an allen untersuchten Objekten stets ohne besondere Präparation mit starker Vergrößerung (Zeiß: Apochr. 2 mm, Komp. Ok. 8) und guter Beleuchtung die Anwesenheit der Plasmafäden konstatiert werden.

Von besonderem Interesse ist es zu beobachten, daß die Dehnung sowie die Zerreißung nicht, wie man hätte annehmen können, auf das Hyaloplasma beschränkt ist. Es zeigt sich vielmehr, daß Hyaloplasma und Körnerplasma in gleicher Weise von diesen Vorgängen betroffen werden. Auch bei der Fadenbildung wird der körnerführende Teil des Plasmas stark in Mitleidenschaft gezogen. Überhaupt lassen Hyaloplasma und Körnerplasma bezüglich ihrer Beteiligung an den plasmolytischen Kontraktionserscheinungen keine Unterschiede erkennen. Als Beleg für diese Tatsache mögen einige Mikrophotographien dienen.

Es ist bei der Besprechung der Methodik bereits darauf hingewiesen worden, daß es trotz wiederholter Bemühungen nicht gelungen ist, die allerersten Stadien des plasmolytischen Vorganges durch Fixierung selbst nur kurze Zeit unverändert festzuhalten. Aus diesem Grunde konnten diese Phasen auch nicht im Bilde wiedergegeben werden. Ein immerhin noch recht frühes Stadium, wie es dem Beobachter bei plasmolytischen Versuchen leicht zu Gesicht kommt, gibt Tafel I, 1 wieder. Die Zellen sind, nach langsamer Plasmolyse in 3prozentiger Kalisalpeterlösung, mit Eosin, von dem geringe Mengen in 3prozentiger Salpeterlösung gelöst worden waren, ohne Benutzung von Fixierungsmitteln gefärbt worden. Die Zellwand ist von einer Anzahl Tüpfel durchsetzt. Die zwischen Zellmembran und sich kontrahierendem Plasmaleibe sichtbaren zarten Plasmafäden

lassen allerdings wenig von einer Beziehung zu den Tüpfeln erkennen, doch weisen die starken Ausstülpungen des Plasmas, an denen die feinen Fäden zum großen Teile ansetzen, zweifellos auf ihren ursprünglichen Zusammenhang mit den Tüpfelkanälen hin. In der Zelle, die sich in diesem Bilde links befindet, scheint das Plasma glatt abgehoben zu sein. Bei genauerer Betrachtung waren jedoch auch hier zwischen der Zellwand und dem kontrahierten Protoplasten feine Fäden zu erkennen. Die Undeutlichkeit der Plasmafäden in der linken Zelle ist darauf zurückzuführen, daß es aus optischen Gründen meist sehr schwer, ja oft sogar ganz unmöglich war, selbst in benachbarten Zellen dieselbe Erscheinung mit gleicher Schärfe auf der photographischen Platte zur Darstellung zu bringen.

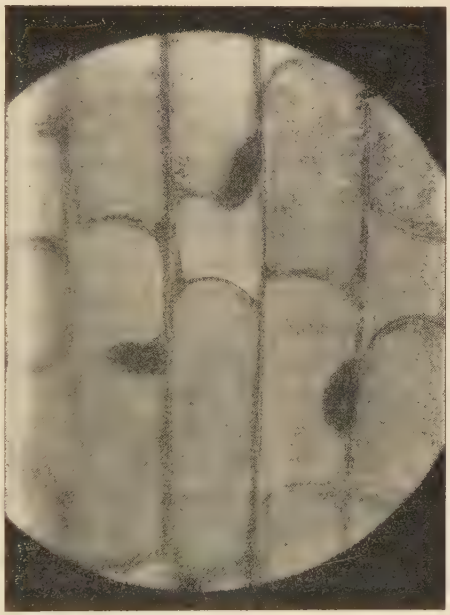
Daß es tatsächlich häufig die Tüpfel sind, die das Haftenbleiben des Plasmas bei Plasmolyse bedingen, lehrt die Abbildung 2 der Tafel I, in der das kontrahierte Plasma mit den Tüpfeln durch starke Stränge verbunden ist. In diesem Präparate war noch Osmiumchromessigsäure als Fixierungsmittel verwandt worden, da mir damals die Eigenschaft des Eosins, in verdünnter Lösung das Plasma von Allium Cepa direkt, ohne vorhergegangene Fixierung, zu färben, noch unbekannt war. Fig. 1 sowie Fig. 2 zeigen, wie an den plasmolytischen Kontraktionserscheinungen sowohl Hyalo- wie Körnerplasma beteiligt sind. Figur 1 läßt in den Plasmaausstülpungen, Figur 2 selbst in den dickeren Plasmafäden deutlich Mikrosomen erkennen. Diese Beobachtungen stehen durchaus mit den Angaben Strasburgers im Einklange: „Was in Gestalt von Fäden beim Rückzug der plasmolysierten Protoplasten ausgesponnen wird, ist andererseits unbedingt nicht Hautschicht allein. Vielmehr nimmt die Grundsubstanz des sogenannten Körnerplasma, das vorwiegend aus Trophoplasma besteht, an dieser Fadenbildung teil. Nicht selten ist ein solcher Faden merklich dicker, ja viel dicker als die Hautschicht, sodaß diese allein ihn in solcher Dicke nicht erzeugen könnte; unter Umständen schließt ein solcher Faden sogar körnige Bildungen ein.“ (1901, S. 566.)

Es ist seit langem bekannt, daß die Plasmafäden im weiteren Verlaufe der Plasmolyse eine beträchtliche Länge erreichen können. Trotzdem möchte ich an dieser Stelle auf die Mikrophotographie Tafel I, 3 hinweisen, die in guter Weise veranschaulicht, wie überaus zahlreich und zart diese Fäden meist sind. Auch in diesem Bilde nimmt das Körnerplasma an der Bildung der stärkeren Fäden teil.

c. Die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen im besonderen.

Ein Blick auf die drei bisher besprochenen Mikrophotographien lehrt, daß die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen durchaus

nicht in der glatten Form vor sich gehen, wie es eigentlich auf Grund der heutigen Auffassung anzunehmen gewesen wäre. Es ist bereits versucht worden, die Faktoren, welche die herrschende Vorstellung vom plasmolytischen Prozesse herausbilden halfen, kurz zu kennzeichnen. An dieser Stelle sei nur noch einmal auf die schematische bildliche Darstellung der gerade für uns hier wesentlichen Kontraktionserscheinungen hingewiesen, wie sie de Vries gegeben hat. Diese Bilder lassen eine vollkommen glatte Abhebung vermuten. Von einer solchen ist jedoch in den ersten Stadien der Plasmolyse nie etwas zu erkennen. Recht unregelmäßig geht vielmehr von Anfang an — selbst bei der Einwirkung solcher Konzentrationen (etwa 3prozentiger Kalisalpeterlösung), die gerade Plasmolyse verursachen — die Kontraktion des Protoplasten vonstatten. (Vergl. Fig. 1 u. 2, Tafel I.) Besonders in langgestreckten Zellen trennt sich der Plasmakörper meist sehr bald in zwei und mehr je eine große Vakuole umschließende Teile (siehe nebenstehende Figur). Die Teilstücke stehen, wenigstens anfangs, durch ansehnliche Plasmabrücken miteinander in Verbindung. Diese Brücken sind sämtlich aus mikrosomenführendem Plasma gebildet. Mitunter ist dem Verbindungsstücke sogar der Zellkern eingelagert. Von einer differenzierten Hyaloplasmaschicht ist in solchen Präparaten nichts zu erkennen.



Bei längerer Einwirkung schwach plasmolytischer Lösungen oder auch bei Verwendung stärkerer Lösungen, durch die ja nur die einzelnen Phasen des Kontraktionsvorganges wesentlich verkürzt werden, macht sich in dem kontrahierten Protoplasten die Tendenz bemerkbar, die Oberfläche gegen das umgebende Medium möglichst zu verkleinern, d. h. mehr und mehr Ellipsoid- oder Kugelgestalt anzunehmen. So erklärt es sich, daß nach nicht allzulanger Zeit die Unregelmäßigkeiten und Ausbuchtungen an der Oberfläche des sich kontrahierenden Plasmaleibes ausgeglichen werden. Auf diese Weise

würde ein Bild entstehen, wie wir es in Figur 3, Tafel I vor uns haben, nur daß dann auch die Plasmafäden zum allergrößten Teile oder gar vollständig verschwunden sind. — Doch hierüber wird an einer späteren Stelle noch ausführlicher zu berichten sein. — In der Figur 3, Tafel I hatte auf die Zellen nach und nach 10prozentige Kalisalpeterlösung eingewirkt. Das Bild, welches bereits ein vorgeschritteneres Stadium der Plasmolyse wiedergibt, läßt neben den zahlreichen überaus feinen Plasmafäden in den dickeren Plasmavorstülpungen noch deutlich erkennen, daß sich auch hier die Plasmolyse anfangs durchaus nicht in der bisher angenommenen glatten Form vollzogen hat. Es muß daher an dieser Stelle noch einmal auf die Angaben von H. de Vries eingegangen werden.

Bereits eingangs ist in den vorliegenden Untersuchungen darauf hingewiesen worden, daß auf die heute herrschende Ansicht die Abbildungen, die von de Vries als Erläuterung des plasmolytischen Prozesses gegeben worden sind, sicher einen starken Einfluß ausgeübt haben. Nun sind aber von de Vries aus dem Anfangs- (Fig. 1) und Endstadium (Fig. 4) heraus die beiden Zwischenstadien (Fig. 2 u. 3) schematisch konstruiert worden ohne weitere Berücksichtigung der durch die direkte Beobachtung erzielten, von diesem Schema wesentlich abweichenden Untersuchungsergebnisse. Hatten doch schon Nägeli und Hofmeister auf „den früheren Eintritt des Rückzuges des Zellinhaltes von den langen, den späteren von den kurzen Wänden der Zelle“ aufmerksam gemacht. Eine einfache Nachprüfung dieser Befunde hätte demnach die de Vriessche Darstellung sofort als unzutreffend erweisen müssen. In Wirklichkeit läßt sich die Stelle, an der in der Zelle unter dem Einflusse plasmolysierend wirkender Lösungen die ersten Kontraktionserscheinungen auftreten, unmöglich durch ein bestimmtes Schema festlegen. Meist machen sich ja nach meinen Beobachtungen die Kontraktionserscheinungen in langgestreckten Zellen zunächst an den Längswänden bemerkbar. Es sind mir jedoch auch Fälle zu Gesicht gekommen, bei denen die Plasmolyse zuerst an den Endflächen einsetzte. — Soviel steht bei alledem fest, daß die Angaben von de Vries über die bei dem Loslösungsvorgange eingehaltene Reihenfolge, mag dieselbe auch mitunter den tatsächlichen Verhältnissen annähernd entsprechen, keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen können.

d. Der Einfluß der Konzentration des angewandten Plasmolytikums.

Chodat und Boubier sowie Strasburger haben darauf hingewiesen, daß sich bei Anwendung von Kalisalpeterlösungen die Fadenbildung erst mit steigender Konzentration einstellt. Dem stehen

die Beobachtungen von Pringsheim und Hofmeister gegenüber, die beide die Notwendigkeit der vorsichtigen Anwendung der Plasmolytika in großer Verdünnung betonten, um die plasmolytischen Kontraktionsvorgänge deutlich in Erscheinung treten zu lassen. Hofmeister schreibt: „Je konzentrierter, bis zu einem gewissen Grade, über den hinaus eine störende Einwirkung auf die Organisation des Protoplasma erfolgt, eine und dieselbe Lösung verwendet wird, um so gleichmäßiger zieht sich der Inhalt von der Wand zurück.“ (1867, S. 15.)

Die Untersuchungen dieser Arbeit haben zu dem Resultate geführt, daß stets, selbst bei Benutzung solcher Lösungen, die eben ein sichtbares Zurückweichen des Plasmas von der Zellwand zur Folge hatten, das erste Auftreten von Plasmafäden direkt festgestellt werden konnte. Es kann durchaus nicht wundernehmen, daß die Fadenbildung schon bei sehr niedriger Konzentration des Plasmolytikums in Erscheinung tritt, wenn man berücksichtigt, daß das Zustandekommen der Plasmafäden lediglich eine Folgeerscheinung des Zerreißungsvorganges der Plasmaschicht ist. Daß die Plasmolytika möglichst langsam und zugleich in genügender Verdünnung auf die Objekte einwirkten, das war einerseits durch die angewandte Methode gewährleistet, andererseits war dies für das Studium der ersten plasmolytischen Kontraktionserscheinungen eine direkte Notwendigkeit.

e. Die Zerfallserscheinungen der Plasmafäden.

Die bei der Plasmolyse entstehenden Plasmafäden vermögen sich nur eine beschränkte Zeitlang zu erhalten. Die feineren Fäden zerfallen sehr bald, weniger schnell in Zuckerlösung, rascher in Salpeterlösung. Eine größere Haltbarkeit durch Fixierung zu erzielen, gelingt nicht. In Präparaten, die mit Osmiumchromessigsäure oder Eosin behandelt sind, findet trotzalledem ein körniger Zerfall der Fäden statt. Nach kürzerer oder längerer Zeit verlieren auch die gröberen Fäden ihre scharfen Konturen sowie ihre Spannung. Oft zerreißen die Plasmafäden an einer beliebigen Stelle zwischen kontrahiertem Plasmaleibe und Zellwand. Dann zieht sich der eine Teil des Fadens auf die Hauptplasmamasse zurück, während der an der Wand verbleibende Teil ein Plasmatröpfchen bildet. Nicht selten kann man auch beobachten, wie Plasmafäden an der Zellwand losreißen, ohne daß sie dann stets von dem kontrahierten Protoplasten eingezogen werden. Die so nur noch einseitig befestigten Plasmafäden vollführen lebhafte Schwingungen. Weit häufiger als die beiden soeben wiedergegebenen Möglichkeiten ist der mit größter Regelmäßigkeit über kurz oder lang einsetzende Zerfall der Plasmafäden. Das Eintreten der Zerfalls-

erscheinungen ist an zahlreichen Präparaten eingehend studiert worden. Auf Grund dieser Beobachtungen verläuft der Vorgang wie folgt.

Anfangs zeigen die sichtlich straff gespannten Plasmafäden, von den den dickeren Strängen eingelagerten Mikrosomen abgesehen, ein homogenes Aussehen. Die Konturen sind scharf umrissen. Nach einiger Zeit sieht man in den Fäden spindelförmige Plasmaansammlungen auftreten. Die Einschnürungen werden nach und nach deutlicher, bis schließlich ein Stadium erreicht wird, wie es Figur 4, Tafel I veranschaulicht. Die Epidermiszellen sind zwar in diesem Präparate mit Osmiumchromessigsäure fixiert und dann erst mit Eosin gefärbt worden, um eine möglichst scharfe photographische Aufnahme zu erzielen, doch möchte ich besonders betonen, daß der Zerfall der Fäden bereits eingetreten war, noch ehe Fixierung und Färbung vorgenommen wurden.

Gleichzeitig mit dem Einsetzen der Zerfallserscheinungen beginnt mitunter der kontrahierte Protoplast die Ausbuchtungen und Vorsprünge an seiner Oberfläche auszugleichen. Ob der Abrundungsvorgang eine Folgeerscheinung des Zerfalls und der dadurch verursachten Entspannung der Plasmafäden ist, oder ob die Plasmafäden zerfallen infolge der Tendenz des kontrahierten Protoplasten, seine Oberfläche nach Möglichkeit zu verkleinern, ist eine offene Frage. Man kann jedoch wohl annehmen, daß beide Vorgänge bis zu einem gewissen Grade selbständig sind. Zu dieser Vermutung berechtigen zwei Tatsachen. Einmal gehen nämlich die Abrundungserscheinungen häufig vor sich, ohne daß dadurch die Plasmafäden übermäßig stark in Mitleidenschaft gezogen werden oder nur etwas von dem beschriebenen Zerfall erkennen lassen. Sodann treten oft diese Zerfallserscheinungen der Fäden in ihren einzelnen Phasen in schönster Form zutage, ohne daß der kontrahierte Protoplast während dieses Vorganges an seiner Oberfläche auch nur die geringsten Veränderungen aufweist. Im allgemeinen darf man sagen, daß die Abrundungsbestrebungen den Zerfallserscheinungen voraufgehen. Eine direkte innigere Beziehung dieser beiden Vorgänge zueinander läßt sich dabei nicht sicher feststellen. — Weit wahrscheinlicher als Erklärung der Zerfallserscheinungen ist die Annahme, daß sich in den Plasmafäden Absterbeerscheinungen geltend machen. Diese finden ihren ersten Ausdruck in einem Nachlassen der anfänglich zweifellos vorhandenen Spannung. Es folgt dann der Verlust des homogenen Aussehens und der scharfen Konturen, dem sich die spindelförmigen Kontraktionen und der endgültige Zerfall anschließen.

Da es geboten ist, an einer späteren Stelle noch einmal auf die soeben behandelten Erscheinungen einzugehen, so mag hier nur noch eine Mitteilung aus der Literatur eingefügt werden, die ein treffliches

Seitenstück zu den besprochenen Beobachtungen abgibt. In der Arbeit „Die Plasmaverbindungen und Membranen von Volvox globator, aureus und tertius“ von A. Meyer heißt es S. 194: „. . . . Weiter gehen die Veränderungen in der Form der Plasmaverbindungen, wenn man die Kugel stärker drückt, sodaß sie platzt, oder wenn man die Kugel längere Zeit unter Druck erhält, sodaß die Zellen langsam absterben. Die ganze Masse der gequollenen Plasmaverbindungen scheint dann mehr und mehr den Gesetzen zu gehorchen, welche leblose Flüssigkeiten beherrschen. Man erhält Erscheinungen, wie sie bei jeder zähflüssigen Flüssigkeit zu beobachten sind, welche man in Wasser zu einem Faden ausgezogen hat. Es entstehen im Faden spindelförmige Anschwellungen, an deren Enden der Faden verdünnt erscheint; die Spindeln ziehen sich mehr und mehr zu Kugeln zusammen, welche dann nur durch sehr feine Fäden verbunden sind (»kettig« gewordene Plasmaverbindungen), die unter Umständen auch durchreißen können (»Tropfigwerden« der Plasmaverbindungen).“ Diese Darstellung deckt sich in weitgehendem Maße mit unserer Schilderung der Zerfallserscheinungen der Plasmafäden.

f. Schädigungserscheinungen.

Bei der Schilderung der ersten Stadien der Plasmolyse ist gezeigt worden, wie das anfangs stark gedehnte Plasma bald in seinem Inneren Bläschen, Vakuolen, entstehen läßt, die durch ihre Ausdehnung bei der Zerreißung des Plasmabelages die Hohlräume zwischen Plasmakörper und Zellwand bilden. Mitunter bleiben diese Bläschen im Innern des sich kontrahierenden Protoplasmas als geschlossene Tröpfchen einige Zeit bestehen. Für das Verständnis des Losreißens des Plasmas von der Zellwand ist die Entstehung dieser Vakuolen ein wichtiger Vorgang. Ihre Ursachen mußten daher geprüft werden. Es konnten diese Blasen durch das Zerreißen des Plasmas zustande kommen, aber möglicherweise auch durch die schädigende Wirkung des Plasmolytikums hervorgerufen sein. Über die Bedeutung der Blasenstruktur für das Losreißen glaubte ich, Aufklärung erhalten zu können, wenn es gelang, die Bläschen in einer nicht plasmolysierten Zelle zu erzielen und dann nachträglich das Plasma zur Kontraktion zu bringen. Eine künstliche Erzeugung der Blasenstruktur konnte auch allein darüber Klarheit verschaffen, ob wirklich die Erscheinung einer Schädigung zuzuschreiben ist. Folgende Stoffe wurden auf ihre Fähigkeit, Blasen zu erzielen, untersucht: Äther, Alkohol, Chloroform, Essigsäure. Versuche mit den drei erstgenannten Reagentien, die in Dampfform zur Verwendung kamen, zeitigten kein Resultat. Dagegen rief die Einwirkung sehr verdünnter Essigsäure vor der Plasmolyse eine Art Blasenstruktur hervor, die jedoch von der bei normaler Plas-

molyse beobachteten verschieden ist. Die Blasenstruktur trat besonders deutlich zutage, nachdem die auf diese Weise geschädigten Zellen plasmolysierenden Lösungen ausgesetzt worden waren. Daß die Zellen durch die Einwirkung der sehr verdünnten Essigsäure nur geschädigt, nicht aber vollkommen abgetötet waren, ging aus dem Vorhandensein einiger starker Plasmafäden hervor, welche sich bei der Plasmolyse gebildet hatten.

Hieran mag gleich eine ähnliche Beobachtung angeschlossen werden: Es handelte sich um Schnittpräparate von der Außenseite der Zwiebelschuppen von Allium Cepa. Anscheinend gesunde Zellen, die dem Rande des Präparates, das sich in Wasser unter dem Deckglase befand, nahelagen, zeigten nach kurzer Zeit deutliche Absterbeerscheinungen. Diese äußerten sich in der Kontraktion des Zellinneren. Außerdem trat häufig Vakuolenbildung auf, Erscheinungen, wie sie sich sonst dem Beobachter nur bei normal eingeleiteter Plasmolyse darbieten. Selbst stärkere Plasmafäden waren in einigen Zellen, in denen sich der Zelleib zusammengezogen hatte, wahrnehmbar. Epidermiszellen von der Innenseite der Allium Cepa-Schuppen boten mitunter dieselben Bilder. In diesem Falle waren die Präparate nicht durch Schnitt, sondern durch einfaches Abziehen des Oberflächenhäutchens gewonnen worden. Diese gesamte Erscheinung ist um so auffallender, da das Zellmaterial in keiner Weise mit irgend einem Plasmolytikum in Berührung gekommen oder sonstwie schädigenden Einwirkungen ausgesetzt gewesen war. Trotzdem läßt sich dieser Vorgang wohl kaum anders deuten als durch die Annahme, daß die dem Rande des Präparates naheliegenden Zellen durch die Präparation geschädigt worden waren.

Treten demnach auch bei Schädigung des Zellkörpers Vakuolenbildung, Kontraktionserscheinungen und Fadenbildung auf, so ist die Beschaffenheit dieser Gebilde doch von den bei normaler Plasmolyse zustande kommenden analogen Erscheinungen wesentlich verschieden. Die Ausbildung von Plasmafäden läßt sich ja zuweilen als Schädigungserscheinung bei der Kontraktion beobachten, doch ist die Anzahl dieser Fäden meist äußerst gering, und dann sind dieselben fast stets von solcher Stärke, daß ihnen viel eher an Stelle des Wortes „Plasmafäden“ die Bezeichnung „Plasmaausstülpungen“ zukommt. — Mögen daher die hier geschilderten Veränderungen, wie sie sich unter dem Einflusse verschiedener schädigender äußerer Faktoren erzielen lassen, auch in manchen Punkten an den normalen plasmolytischen Kontraktionsvorgang mit seinen Begleiterscheinungen erinnern, so muß dabei doch nachdrücklich hervorgehoben werden, daß die beiderseitigen Abweichungen zu beträchtlich sind, als daß diese Erscheinungen ohne weiteres identifiziert werden könnten.

4. Die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen bei weiteren Versuchsobjekten.

Die bisher gegebene Schilderung des Verlaufes der plasmolytischen Kontraktions- und Zerfallserscheinungen bei Spirogyra und Allium Cepa ist an einer ganzen Reihe weiterer Objekte nachgeprüft worden. Um eine erneute Aufzählung des gesamten Untersuchungsmateriales zu umgehen, sei hier auf die Zusammenstellung S. 18 u. 19 dieser Arbeit verwiesen. Keines der untersuchten Objekte ließ besondere Abweichungen erkennen, die nicht in den Gang des normalen plasmolytischen Verlaufes hineingepaßt, oder gar mit den obigen Angaben in Widerspruch gestanden hätten. Es ist wohl selbstverständlich, daß sich unter dem Untersuchungsmateriale wenigstens zum Teil auch diejenigen Objekte befinden mußten, die den neueren Angaben über Plasmolyse zugrunde liegen.

Daß die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen, im besonderen die Ausbildung der Plasmafäden, nicht bei allen Objekten in gleich deutlicher Weise der Beobachtung zugänglich sein würden, war von vornherein anzunehmen. Meistens wird eine von Haus aus einschichtige Zellage der mikroskopischen Beobachtung weit weniger Schwierigkeiten entgegensetzen, als ein wenn auch noch so gutes Schnittpräparat aus einem Zellverbande. Ferner kommen zweifellos kleine Unterschiede in Betracht, die nicht zum wenigsten in der verschiedenen Empfindlichkeit und Konsistenz des Plasmas bei den einzelnen Objekten ihren Grund haben. So lassen sich die Plasmafäden bei manchen Objekten nur unter Benutzung der besten optischen Hilfsmittel sicher nachweisen. Hierbei ist mitunter weniger die Stärke der Vergrößerung als die Güte der Linsen von ausschlaggebender Bedeutung. Der Versuch, in solch zweifelhaften Fällen durch Fixierung oder durch direkte Färbung die Frage zu entscheiden, ist oft undurchführbar. Es ist das nicht selten auf die schon erwähnte große Empfindlichkeit des Plasmas gegen jeden äußeren Einfluß zurückzuführen.

Bei Spirogyra, Vallisneria, Mnium affine und Dryopteris aculeata machte sich dieser Faktor bei der Untersuchung besonders störend bemerkbar. Anfänglich erweckte es daher bei oberflächlicher Betrachtung häufig den Anschein, als ob bei diesen Objekten Abweichungen von den gewöhnlich beobachteten plasmolytischen Kontraktionserscheinungen vorlägen. Eine genauere Untersuchung erwies jedoch diese gehegte Vermutung stets als haltlos. Mit größter Regelmäßigkeit ließen sich auch bei diesen Objekten bei vorgeschrittenerer Plasmolyse überaus zahlreiche, dabei aber meist äußerst zarte Plasmafäden nachweisen, die zwischen der Zellwand und dem sich kontrahierenden Protoplasten verliefen. Bei alledem ist die Viskosität des Plasmas hier scheinbar sehr gering, sodaß dadurch die Fähigkeit

desselben, Druck- und Zugkräften erfolgreich zu widerstehen, stark herabgemindert wird. So erklärt es sich wohl auch, daß die Abrundung des kontrahierten Protoplasten bei diesen Objekten meist schon nach kürzester Zeit vollendet ist. Daher kann man — sofern man den Kontraktionsvorgang nicht von der ersten Einwirkung des Plasmolytikums an unter dem Mikroskope genau verfolgt hat — oft nur aus dem an den verschiedensten Punkten der Zellwand sichtbaren größeren und kleineren Plasmatröpfchen einen Rückschluß machen auf die Unregelmäßigkeit, mit der sich auch hier in den Anfangsstadien der Plasmolyse der Protoplast von der Zellwand zurückzieht. Diese Plasmaansammlungen weisen sehr oft zahlreiche in lebhafter Bewegung befindliche Mikrosomen auf, doch gehören auch größere Einschlüsse, wie Chlorophyllkörner, durchaus nicht zu den Seltenheiten. Es ist das wenig auffallend, da ja die Ursachen für das Zustandekommen dieser Erscheinungen dadurch gegeben sind, daß der Kontraktionsvorgang durch die Zerreißung des gesamten Plasmabelages eingeleitet wird. Der Umstand, daß sich oft neben den Mikrosomen auch Chlorophyllkörner in den Plasmaansammlungen auf der Zellwand vorfinden, liefert daher den besten Beweis dafür, wie tiefgreifend die Veränderungen sind, denen der Protoplasmakörper unter dem Einflusse plasmolysierend wirkender Agentien ausgesetzt ist. Von einer bloßen Inanspruchnahme der Hyaloplasmaschicht bei den Kontraktionsvorgängen kann angesichts dieser Beobachtungen wohl kaum die Rede sein.

Bei der großen Empfindlichkeit des Plasmas der soeben angeführten Objekte blieb — wie wir sahen — als stets zuverlässiges Mittel, jedesmal zum Ziele zu gelangen, nur die direkte, kontinuierliche mikroskopische Beobachtung. An der Hand dieser sichersten aller Untersuchungsmethoden ist es in der vorliegenden Arbeit immer geglückt, die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen und im besonderen die Ausbildung der Plasmafäden sicherzustellen.

Ganz besonders möchte ich an dieser Stelle von den auf S. 18 u. 19 angeführten Objekten, bei denen sich ausnahmslos die bisher besprochenen plasmolytischen Kontraktionserscheinungen beobachten lassen, noch auf Hyacinthus orientalis, Tradescantia discolor, T. virginica, Agave americana hinweisen. Es sind das zusammen mit den bereits besprochenen: Spirogyra, Allium Cepa, Vallisneria spiralis, die wichtigsten der Objekte, welche den Untersuchungen von de Vries in seinen „Plasmolytischen Studien über die Wand der Vakuolen“ (1885) zugrunde liegen. — Was für die hier besonders hervorgehobenen Objekte gilt, das trifft in gleichem Maße für Zea Mays zu. Plasmolysierte Wurzelzellen dieser Pflanze sollen ja in Pfeffers „Pflanzenphysiologie“ (1897, Bd. 1, S. 116) die einzelnen

Stadien des Kontraktionsvorganges bildlich zur Anschauung bringen. Es muß wiederholt werden, daß auch diese Darstellung nur als Schema der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen gelten kann, da der tatsächliche Verlauf dieses Vorganges, der sich sowohl in Wurzel- wie in Epidermiszellen der Blatt- und Stengelteile von Zea Mays in keinem Punkte von den für Allium Cepa geschilderten Erscheinungen unterscheidet, wesentliche Abweichungen von diesem Schema aufweist.

Bei der Besprechung der Entstehung der Plasmafäden unter dem Einflusse plasmolysierender Agentien war schon bei den Epidermiszellen von Allium Cepa betont worden, daß sich hierbei keinerlei Bevorzugung der einzelnen Zellwände erkennen läßt (S. 22 unten). Es ist dies, wie wir sahen, durch den Zerreißungsvorgang in der wandständigen Plasmaschicht begründet, dem die Plasmafäden ihre Entstehung und weitere Ausbildung verdanken. Dieser überall bei Plasmolyse eintretende Zerreißungsprozeß erklärt ohne weiteres auch das Auftreten von Plasmafäden in Zellen, die keinem allseits geschlossenen Zellverbande angehören. In solchen Fällen verlaufen daher die Plasmafäden ebenso zahlreich nach den frei an das Außenmedium grenzenden Zellwänden, wie nach den Wänden zweier benachbarter Zellen. Lag nun in den Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von Allium Cepa bereits Material vor, das diese Verhältnisse deutlich erkennen ließ, so traten diese doch erst in klarster Form bei solchen Objekten zutage, deren Zellen möglichst allseitig — nicht wie bei den Epidermiszellen nur einseitig — mit dem Außenmedium in direkter Berührung standen. Derartige Voraussetzungen treffen zu für: Spirogyra, Rhizoidzellen von Dryopteris aculeata, Blattstielhaare von Cucurbita Pepo.

Auf die S. 18 u. 19 aufgezählten Objekte hier noch im einzelnen einzugehen, erübrigt sich, da eine solche Einzeldarstellung nichts Neues bringen könnte. Zudem wird sich Gelegenheit bieten, einige dieser Objekte noch an einer späteren Stelle genauer zu besprechen.

II. Die Ursachen für das Haftenbleiben der bei der Plasmolyse entstehenden Fäden an der Zellwand.

Im Verlauf der Vorstudien zur genauen Feststellung der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen war meine Aufmerksamkeit des öfteren durch folgende Erscheinung erregt worden. Es zeigte sich an verschiedenen Objekten, daß nach erfolgter Plasmolyse die Zellwände größere und kleinere Reste von Plasma noch an den Stellen aufwiesen, an welchen der Plasmaleib bereits vollkommen von der Membran zurückgewichen war. Einen derartigen Zustand soll Tafel I, 5 wiedergeben. Diese Abbildung der aus dem Marke einer Calla stammenden Zellen läßt erkennen, daß in diesem Falle von dem sich

kontrahierenden Plasmaleibe nicht nur kleinere Plasmareste — bei a an der getüpfelten Zellwand —, sondern auch größere Partien als plasmatischer Belag der Zellwände — bei b — zurückgelassen worden sind. Die Erscheinung tritt besonders deutlich da zutage, wo der kontrahierte Protoplast noch mit der Membran in Verbindung steht. Hier erreicht der Belag eine ganz beträchtliche Dicke. Das Studium der plasmolytischen Kontraktionserscheinungen hat nun ergeben, daß die Entstehung dieser Plasmaansammlungen durch die Art und Weise des Verlaufes der ersten Phasen der Plasmolyse bedingt ist. Macht sich doch unter der Einwirkung plasmolysierender Agentien zunächst eine merkliche Dehnung des plasmatischen Zellinhaltes geltend, deren Folgeerscheinung die Zerreißung der Plasmaschicht ist. Noch einmal sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß sich dieser Prozeß der Zerreißung nicht in einem plötzlichen stellenweisen Loslösen des Plasmas von der Zellwand kundtut, sondern daß es sich hierbei um eine Zerreißung des wandständigen Zellplasmas in sich handelt, ganz unabhängig von der Grenzschicht zwischen Plasmakörper und Zellmembran. Häufig kann man an plasmolysierten Zellen schon sehr bald mehr oder weniger selbständige Plasmaportionen beobachten. Vollkommen unabhängig erscheinen diese Plasmareste jedoch erst dann, wenn die Zerfallserscheinungen der Plasmafäden sowie die Abrundung der Hauptmasse des kontrahierten Protoplasten sich vollzogen haben. Findet somit die Entstehung der Plasmaansammlungen in den Zerreißungs- und Zerfallserscheinungen ihre Erklärung, so gibt die Kenntnis dieser Entstehungsursachen doch noch keinen Aufschluß über die Frage, worauf denn überhaupt das Haftenbleiben der durch den Zerreißungsvorgang entstehenden Plasmafäden und Plasmaansammlungen an der Zellwand zurückzuführen ist. Tüpfel und Plasmodesmen kommen für das Festhaften von Plasma an der Membran nicht allein in Frage. Das war bereits durch eine ganze Reihe von Autoren sichergestellt worden. Außerdem boten die dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen hinreichende Belege für diese Tatsache. (Tafel I, 1, 3.) Es schien demnach eine lohnende Aufgabe zu sein, einmal den Ursachen, welche das Haftenbleiben der bei der Plasmolyse entstehenden Plasmafäden an der Zellwand bedingen, nachzugehen.

1. Methodik und Material.

Hinsichtlich der Art und Weise, wie das Untersuchungsmaterial der Einwirkung der Plasmolytika ausgesetzt wurde, sei auf die Darstellung S. 15 dieser Arbeit verwiesen. Da Spirogyra infolge der großen Empfindlichkeit dieses Objektes wenig geeignet war, wurden die im folgenden beschriebenen Untersuchungen zunächst ausschließlich an Allium Cepa durchgeführt, um dann an anderen Objekten

nachgeprüft zu werden. Dieser Umstand wird es rechtfertigen, daß hier vorerst eine eingehende Schilderung der Beobachtungen und Untersuchungsergebnisse an Allium Cepa folgen wird, an die sich dann eine Besprechung der analogen Verhältnisse bei den übrigen Objekten anschließen soll.

Die Bemühungen, die oben aufgeworfene Frage durch Einstellen des Mikroskopes auf die vertikale Scheidewand zweier benachbarter Zellen zu klären, waren ohne Erfolg. Auch die Anwendung von Fixierungs- und Färbemitteln führte zunächst nicht zum Ziele. Aus diesem Grunde wurde die obere bzw. untere Flächenansicht, die man bei hoher bzw. tiefer Einstellung in den Zellen zu Gesicht bekommt, einer genaueren direkten mikroskopischen Betrachtung unterzogen. Die Klarheit und Übersichtlichkeit des Objektes erleichterte auch hier wiederum die Beobachtung wesentlich. Im übrigen trifft für die folgenden Untersuchungen alles das zu, was S. 15–18 in dem Abschnitte über „Methodik“ bereits gesagt worden ist.

2. Die Zellwandnetzstruktur bei Allium Cepa.

a. Entstehung.

Bevor an dieser Stelle eine genaue Schilderung der Entstehung der zu behandelnden Erscheinungen gegeben wird, dürfte es des leichteren Verständnisses wegen von Vorteil sein, zunächst diese Erscheinungen in ihrer Vollendung nach erfolgter Plasmolyse an der Hand der Bilder Tafel I, 6 und Tafel II, 1 und 2 zu besprechen.

Tafel II, 1 gibt die Flächenansicht einer Epidermiszelle einer Allium Cepa-Schuppe wieder. Das Objekt war — bei der durch das Verfahren des langsamen Durchsaugens bedingten allmählichen Steigerung der Konzentration des Plasmolytikums — schließlich mit 9prozentiger Kalisalpeterlösung plasmolysiert und mit Eosin gefärbt worden. An den Stellen, an denen der kontrahierte Plasmaleib von der Zellwand zurückgewichen ist, zeigt sich, dieser eng anliegend, ein verzweigtes Netzwerk. Die Bezeichnung „Netzwerk“ dürfte vielleicht nicht ganz den eigentlichen Kern der Sache treffen, da man doch in der Regel unter „Netzwerk“ ein aus geschlossenen Maschen bestehendes Gebilde versteht. Immerhin darf dieser Ausdruck auf die hier vorliegende Erscheinung wohl Anwendung finden, da diese mit einem Netzwerke große Ähnlichkeit hat. Infolge seiner Zartheit ließ das protoplasmatische Netzwerk bei Behandlung mit Eosin in dem der Figur 1 Tafel II zugrunde liegenden Präparate eine weniger intensive Färbung erkennen, als das bei a stark kontrahierte Zellplasma. Plasmanetz und Hauptplasmamasse gehen deutlich ineinander über, sodaß kein Zweifel über die Herkunft des Netzwerkes bestehen kann. Das verästelte Fadensystem schließt an verschiedenen Stellen gröbere (b)

sowie feinere (c) Plasmaansammlungen ein, die ihrerseits Stellen aufweisen, die frei von Plasma zu sein scheinen. Auch die Hauptplasmamasse läßt Stellen größerer (d) und geringerer (e) Dichte erkennen.

Es lag nahe, das Auftreten der Netzstruktur auf die für manche plasmolytisch wirkende Agentien bekannte schädigende Einwirkung auf das Plasma zurückzuführen. Da auch Kalisalpeter in dieser Hinsicht nicht ganz unschädlich sein soll, so war eine derartige Annahme wohl begründet. Es stellte sich jedoch heraus, daß unter dem Einflusse des Traubenzuckers, eines, soweit wir wissen, absolut indifferenten Stoffes, Bilder zustande kommen, die sich von dem in Tafel II, 1 reproduzierten in nichts unterscheiden. Daß dem so ist, zeigt Figur 2, Tafel II. Hatte im Falle Tafel II, 1 nur eine 315fache Vergrößerung vorgelegen, so gibt Tafel II, 2 die Verhältnisse wieder, wie sie bei Benutzung von Traubenzuckerlösung sich dem Beobachter bei einer 1700fachen Vergrößerung darbieten. Die hier gezeichnete Zelle entstammte diesmal nicht der Epidermis der Zwiebelschuppe, sondern der eines grünen Sprosses von Allium Cepa. Alle Erscheinungen konnten an den Schuppen sowohl, wie an den Sprossen stets gleich deutlich beobachtet werden. Das Bild II, 2 bringt im wesentlichen nichts Neues; das in Figur 1, Tafel II bereits Gebotene tritt nur klarer hervor.

Zum Vergleich mit den Figuren 1 und 2, Tafel II soll die mikrophotographische Aufnahme Tafel I, 6 dienen. Auf die Epidermiszellen der Schuppen hatte eine 10prozentige Traubenzuckerlösung plasmolysierend eingewirkt. Bevor das Präparat photographiert wurde, war es mit Eosin gefärbt worden. Abweichungen von dem bisher Geschilderten läßt dieses Bild nicht erkennen, es bestätigt vielmehr durchaus die gemachten Angaben. Das protoplasmatische Netzwerk weist auch hier Stellen auf, an denen es kleine flächenförmig ausgebreitete Plasmareste maschenartig umschließt. Bei c geht das Netzwerk direkt in einen Teil des kontrahierten Protoplasten über. Die Hauptmasse des Plasmas ist von der Zellwand zurückgewichen und liegt als unscharfer dunkler Streifen im Lumen der Zelle. Im Präparate selbst stand der kontrahierte Plasmaleib durch zahlreiche feine Plasmafäden mit dem der Zellwand eng anliegenden Netzwerke in Verbindung. Die Fäden gingen dabei direkt in das Netzwerk über. Besonders häufig sind es Verzweigungsstellen, sowie die maschenartig umschlossenen größeren und kleineren Plasmareste im Netzwerke, an denen die Plasmafäden ansetzen. In der Mikrophotographie ist von den ins Innere der Zelle führenden Fäden nichts zu erkennen, da auf die obere Flächenansicht der Zelle eingestellt werden mußte, um das der Zellwand eng anliegende protoplasmatische Netzwerk deutlich zur An-

schauung bringen zu können. Aus dem gleichen Grunde erscheinen in dieser sowie in den übrigen Mikrophotographien die Zellwände nicht scharf umrissen.

So stellt sich also die Erscheinung der Netzstruktur als vollendete Tatsache. Es soll nunmehr versucht werden, den Augenblick der Entstehung, sowie die weitere Entwickelung dieser Erscheinung genau zu verfolgen. Der Weg, welcher hier wiederum am sichersten zum Ziele führen konnte, war der der direkten kontinuierlichen mikroskopischen Beobachtung des allmählich eingeleiteten plasmolytischen Vorganges bei gleichzeitiger Einstellung auf die obere bzw. untere Flächenansicht der Zelle.

Läßt man zu dem Untersuchungsmateriale, das sich in Wasser unter dem Deckglase befindet, langsam eine verdünnte Traubenzucker- oder Kalisalpeterlösung zufließen, so setzt nach einiger Zeit die Plasmolyse in der früher eingehend geschilderten Weise unter den Augen des Beobachters ein. Das Plasma wird gedehnt und an verschiedenen Stellen zerrissen. An einigen Punkten zieht sich die Hauptplasmamasse unregelmäßig von der Zellwand ab, auf dieser größere und kleinere Plasmaansammlungen zurücklassend. Schon vom ersten Anbeginn der Trennung zwischen Plasma und Zellwand kann man das Auftreten von Plasmafäden beobachten. In derselben Weise zeigen sich an den Stellen, an denen die Hauptmasse des Plasmas im Zurückweichen begriffen ist, die ersten Anzeichen von Netzstruktur auf der Zellwand. Fadenbildung und Netzwerk nehmen entsprechend dem weiteren Fortschreiten der plasmolytischen Kontraktion immer mehr an Ausdehnung zu und liefern schließlich die uns bereits bekannten Bilder.

Die Bildung des Netzwerkes läßt sich fast regelmäßig schon in den allerersten Stadien der beginnenden Plasmolyse feststellen. Durch Färbung, die sich bei den Epidermiszellen von Allium Cepa infolge des leichten Eindringens und der intensiven Färbkraft des Eosins besonders einfach gestaltet, wird die Beobachtung sehr erleichtert. Es gelingt jedoch stets, die Netzstruktur auch ohne Anwendung von Fixierungs- und Färbemitteln zu Gesicht zu bekommen. Die Art des Plasmolytikums (Traubenzucker, Kalisalpeter) ist dabei für das Zustandekommen der Netzstruktur ohne Belang. Selbst verdünnte Lösungen, die eben plasmolytische Kontraktionserscheinungen hervorrufen, liefern Bilder, die sich von denen vorgeschrittener Stadien der Plasmolyse in nichts unterscheiden. Noch einmal sei daher hervorgehoben, daß ausschließlich und allein die langsame Einwirkung eines plasmolysierenden Agens erforderlich ist, um die geschilderten Erscheinungen unter den Augen des Beobachters entstehen zu lassen.

Abgesehen von den größeren und kleineren Plasmaansammlungen,

die sich mit großer Regelmäßigkeit in dem Netzwerkverbande vorfinden, lassen besonders die stärkeren Stränge dieses Netzwerkes, sowie die Knoten- und Verzweigungsstellen oft Einschlüsse erkennen, die nur der körnerführenden Schicht des Plasmas entstammen können. Dieser Umstand, sowie der Verlauf der ersten Phasen des plasmolytischen Prozesses machen es sehr wahrscheinlich, daß Hyalo- und Körnerplasma auch an der Bildung des Netzwerkes in gleicher Weise teilnehmen, wie das für die Plasmafäden als erwiesen gelten muß.

b. Zerfall.

Im ersten Teile der vorliegenden Untersuchungen war unter anderem auch auf die protoplasmatischen Zerfallserscheinungen der Fäden, welche unter dem Einflusse plasmolysierender Lösungen zwischen Zellwand und sich kontrahierendem Protoplasten ausgezogen werden, eingegangen worden. Der Beschreibung dieser Erscheinung wurde als Erläuterung Figur 4, Tafel I beigegeben. Zur Zeit der Anfertigung dieser Mikrophotographie war noch nichts von einer durch die Plasmolyse hervorgerufenen protoplasmatischen Zellwandnetzstruktur bekannt. Der in dem Bilde wiedergegebene Vorgang mußte daher ausschließlich als Zerfallserscheinung der Plasmafäden gedeutet werden. Es konnte das um so eher geschehen, als sich die Fäden beim Zerfall vollkommen in der Weise verhalten, wie es diese Photographie veranschaulicht. Die weiteren Untersuchungen haben nun gelehrt, daß bei plasmolytischen Kontraktionserscheinungen nicht nur Plasmafäden zwischen dem sich kontrahierenden Plasmaleibe und der Zellwand entstehen, sondern daß gleichzeitig stets ein der Zellwand eng anliegendes protoplasmatisches Netzwerk an den Stellen in die Erscheinung tritt, an denen sich der Protoplast von der Zellwand zurückzieht. Der Zerfall dieses Netzwerkes vollzieht sich, wie zahlreiche Beobachtungen übereinstimmend ergeben haben, genau in der Form, wie es für die analogen Vorgänge bei der Behandlung der Plasmafäden angegeben worden ist. Auch hier zeigt sich wieder die spindelförmige perlenschnurartige Kontraktion, aus der schließlich die Bildung kleinerer und größerer Plasmatröpfchen resultiert. Dieser Umstand wird es erklären, daß bei der Beurteilung der Mikrophotographie Figur 4, Tafel I ein Versehen unterlaufen konnte. Wie man beim Vergleiche mit Figur 3 einerseits und Figur 6 andererseits sofort erkennen wird, stellt Figur 4 nicht die Zerfallserscheinungen der Plasmafäden, sondern diejenigen des Netzwerkes dar. Hierfür spricht einmal die geringe Schärfe der im Bilde sichtbaren Zellwände, die stets einen Anhalt dafür bietet, ob eine Aufnahme der oberen bzw. unteren Flächenansicht der Zelle oder dem Lumen derselben entstammt. Andererseits deutet die ganze Anordnung der Zerfallsreste

darauf hin, das Bild als eine Wiedergabe des Zerfalls des Netzwerkes anzusprechen. Dieser erst nachträglich erkannte Irrtum ist jedoch ohne jegliche weitere Bedeutung, da sich, wie schon betont, nicht die geringsten Unterschiede geltend machen in den Zerfallserscheinungen der Plasmafäden und des Netzwerkes. Aus diesem Grunde ist auch die in Frage stehende Mikrophotographie ohne weiteres wiedergegeben worden, um zu veranschaulichen, wie der Prozeß des Zerfalls sich bei den Plasmafäden ausnimmt. Um einen Beleg für die Zerfallserscheinungen des protoplasmatischen Netzwerkes bieten zu können, ist es nach alledem an dieser Stelle nur notwendig, auf Figur 4, Tafel I zu verweisen.

3. Die Zellwandnetzstruktur bei weiteren Untersuchungsobjekten.

Die Entstehung, sowie der Zerfall des protoplasmatischen Netzwerkes, das in den Zellen von Allium Cepa unter dem Einflusse plasmolysierend wirkender Agentien beim Zurückweichen des Protoplasten von der Zellwand auf dieser zutage tritt, findet in der Art und Weise, wie die Kontraktion von Anbeginn an in ihren einzelnen Phasen vor sich geht, seine Erklärung. Nachdem erst einmal die Existenz sowie die Entstehung des Netzwerkes aus Hyalo- und Körnerplasma an Allium Cepa sicher erwiesen war, war es ein leichtes, auch an anderen Objekten die nämliche Erscheinung festzustellen. So gibt Tafel I, 7 die obere Flächenansicht einer Zelle der Epidermis von Tradescantia discolor wieder. Als Plasmolyt hatte Traubenzuckerlösung gedient. Das Untersuchungsmaterial war sodann mit sehr verdünnter Osmiumchromessigsäure, in der im ersten Teile dieser Arbeit angegebenen Weise, fixiert und hierauf mit Eosin gefärbt worden. Alle Epidermiszellen zeigten sowohl in der oberen Flächenansicht, d. i. in der Zellfläche, die frei an das Außenmedium (Luft) grenzt, sowie in der unteren Flächenansicht, d. i. in der Zellfläche, die vor der Präparation mit dem darunter liegenden Zellgewebe in Verbindung gestanden hatte, die gleiche Erscheinung. Tradescantia läßt besonders schön und leicht, wie dies ja auch aus Tafel I, 7 ersichtlich ist, die direkte Entstehung des Netzwerkes aus dem sich kontrahierenden Plasma heraus erkennen. Es war nie möglich, eine Verschiedenheit zwischen Hyalo- und Körnerplasma bezüglich ihrer Beteiligung an dem Zustandekommen der Netzstruktur zu ermitteln.

Das soeben im Hinblick auf Tradescantia Gesagte gilt auch für die weiteren Objekte, an denen die an Allium Cepa gefundenen Ergebnisse nachgeprüft wurden. Die gelben länglichen Kelchblätter von Eranthis hiemalis, die Blätter der weißen Blütenhüllen von Galanthus nivalis, desgleichen die von Leucojum vernum, sowie die Epidermis der grünen Blätter dieser Pflanzen boten nichts Neues. Ferner wiesen

die Rhizoide des Farnprothalliums von Dryopteris aculeata nach Plasmolyse mit 5 bzw. 10prozentiger Traubenzuckerlösung die typische Netzstruktur auf. Es ist dies besonders interessant, da wir in den Rhizoiden einzellige Gebilde vor uns haben, Zellen, welche an allen Seiten frei an das sie umgebende Medium grenzen, ohne von Nachbarzellen eingeschlossen zu sein. Plasmafäden und netzartiger Wandbelag, die in den plasmolysierten Rhizoiden nach Fixierung und Färbung mit Eosin deutlich in die Erscheinung treten, sind den an Allium Cepa eingehend geschilderten Bildungen analog. Es sei auch hier nochmals erwähnt, daß Plasmafäden sowohl, wie Netzwerk bereits vor der Fixierung und Färbung, also gleich während und nach der Plasmolyse, direkt sichtbar waren.

Der Versuch, auch an den grünen Teilen des Prothalliums von Dryopteris aculeata die Netzstruktur zu erzielen, ist nicht geglückt. Es gelang nur, bei Einwirkung von Traubenzuckerlösungen verschiedener Konzentration (5; 10; 20 Prozent) das Auftreten sehr feiner Plasmafäden zu beobachten. Diese Fäden werden mit größter Regelmäßigkeit in sämtlichen Zellen, also auch in den Randzellen, bei Plasmolyse ausgezogen. Über das Vorhandensein eines netzartigen Wandbelages kann z. Z. nichts Sicheres ausgesagt werden, doch ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß sich auch hier das Auftreten der Netzstruktur wird feststellen lassen. Das bei der Plasmolyse entstehende protoplasmatische Netzwerk ist bei Dryopteris offenbar viel zarter und empfindlicher als bei Allium. Zu dieser Annahme berechtigt einmal der Umstand, daß sich bei hoher Einstellung auf die obere Flächenansicht der Zelle häufig unregelmäßig verteilte Plasmatröpfchen an der Zellwand erkennen lassen. Andererseits haben wir ja bereits gesehen, daß die Rhizoide dieses Farn-Prothalliums im Vergleich zu Allium Cepa keine Abweichungen zeigen in ihrem Verhalten gegenüber plasmolysierend wirkenden Agentien.

Ähnliche Schwierigkeiten, wie sie bei den grünen Teilen des Prothalliums von Dryopteris aculeata zutage traten, stellten sich der Untersuchung bei folgenden Objekten hindernd in den Weg: Vallisneria spiralis, Mnium affine, Spirogyra. Für die beiden erstgenannten Objekte hat sich nach anfangs vergeblichen Bemühungen schließlich doch die Entstehung und weitere Ausbildung des protoplasmatischen Netzwerkes sicher feststellen lassen. Freilich konnte dasselbe meist nur während des plasmolytischen Kontraktionsvorganges selbst oder kurze Zeit nach vollendeter Plasmolyse beobachtet werden. — Die geringe Konsistenz des Plasmas scheint es zu bedingen, daß hier die Erscheinung selten in der schön durchgebildeten vollendeten Form der Beobachtung zugänglich ist, wie bei den anderen untersuchten Objekten. Bei Vallisneria und Mnium folgen die protoplasmatischen Zerfalls-

erscheinungen der Entstehung des Netzwerkes und der Plasmafäden hart auf dem Fuße. Auch die Plasmafäden sind nämlich, so überaus zahlreich sie hier oft auftreten, bei ihrer großen Feinheit einem sehr frühzeitigen Zerfall unterworfen. Infolgedessen weisen die kontrahierten Protoplasten oft schon nach kürzester Zeit eine vollkommen abgerundete Oberfläche auf. Trotzalledem findet man gerade bei Vallisneria und Mnium nach erfolgter Plasmolyse fast regelmäßig auf den Zellwänden größere und kleinere Plasmaansammlungen, von denen erstere meist Chlorophyllkörner einschließen. Die Form und Anordnung der kleineren Plasmareste läßt sehr wohl den Schluß zu, daß sie ihre Entstehung dem protoplasmatischen Netzwerke verdanken. Dieser Umstand, sowie die Tatsache, daß es bei allen Schwierigkeiten häufig möglich war, das Vorhandensein des Netzwerkes sicher zu beobachten, lehren, daß wir es hier keineswegs mit einer Ausnahme zu tun haben.

Demgegenüber ist es bei keiner einzigen der untersuchten Spirogyren jemals gelungen, auch nur Spuren eines protoplasmatischen Netzwerkes zu beobachten. Die ganze Reihe der zahlreichen diesbezüglichen Versuche zeitigte das gleiche negative Resultat. Es mag das zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß sich die Spirogyren Fixierungen schwer zugänglich, direkten Färbungen überhaupt unzugänglich erweisen. Ob für den negativen Ausfall der Untersuchungen allein die große Empfindlichkeit des Materials sowie die Konsistenz des Plasmas, oder ob andere Faktoren verantwortlich zu machen sind, das wage ich nicht zu entscheiden. Immerhin ist es höchst wahrscheinlich, daß bei der endgültigen Beantwortung dieser Frage die Empfindlichkeit sowie die Konsistenz ausschlaggebend sein werden. Haben sich doch hinsichtlich des Kontraktionsvorganges selbst, wie im ersten Teile dieser Arbeit gezeigt worden ist, keinerlei Abweichungen von den analogen Erscheinungen bei den übrigen untersuchten Objekten ergeben. Die Art der einzelnen Phasen dieses Kontraktionsvorganges, sowie nicht zum wenigsten die Ausbildung der überaus zahlreichen sehr feinen Plasmafäden zwischen Zellwand und sich zusammenziehenden Protoplasten, geben doch gewiß schon berechtigten Grund zu der Annahme, daß auch hier bei Spirogyra ähnliche Gebilde für das Haftenbleiben der Plasmafäden in Betracht kommen werden wie bei den übrigen Objekten.

Doch, wie dem auch sein mag, sicher ist, daß die Entstehung und Ausbildung des protoplasmatischen Netzwerkes nicht auf Zellen beschränkt ist, die einem geschlossenen Zellverbande angehören. So haben wir bereits gesehen, daß in den Rhizoidzellen des Farnprothalliums von Dryopteris aculeata das Netzwerk bei Plasmolyse ausgebildet wird.

Daß auch in Haarzellen bei Plasmolyse Netzstruktur und Fadenbildung sehr schön hervortreten, dafür gibt Tafel II, 3 einen guten Beleg. Das Zellstück entstammt einem Blattstielhaare von Cucurbita Pepo. Es handelt sich um die erste langgestreckte große Zelle über der Haarbasis. Als Plasmolytikum war Traubenzuckerlösung zur Anwendung gekommen. Die Fixierung hatte ich mit sehr verdünnter Osmiumchromessigsäure, die Färbung mit Eosin in Traubenzuckerlösung vorgenommen. Gerade bei den Haarzellen von Cucurbita Pepo war mit größter Schärfe zu beobachten, daß es nicht Hyaloplasma ist, welches das Netz- und Fadenwerk aufbaut, denn es war — wie das auch in der Zeichnung zum Ausdrucke kommt — zwischen Zellwand und Körnerplasma gar keine differenzierte Hyaloplasmaschicht wahrnehmbar. Der in gleichmäßiger Strömung befindliche körnerführende Teil des Plasmas bewegte sich vielmehr hart die Zellwand entlang. Andererseits blieb eben dieser körnige Teil des Plasmas bei der Kontraktion in netzartiger Anordnung an der Zellwand zurück. Schließlich findet man in den stärkeren Strängen des protoplasmatischen Wandbelages sehr oft Chlorophyllkörner eingeschlossen.

An dieser Stelle verdient noch eine Angabe Küsters, die sich in seiner Mitteilung: „Eine Methode zur Gewinnung abnorm großer Protoplasten“ findet, berücksichtigt zu werden. Es heißt dort (S. 353): „Läßt man zu Präparaten, in welchen angeschnittene Zellen mit intakten (plasmolysierten) Protoplasten vorliegen, langsam Wasser zutreten, so dehnen sich die Protoplasten in bekannter Weise aus und strecken sich zu dem Zellwandgehäuse hervor. Bei verschiedenen Pflanzen verhält sich der Inhalt der Zellen verschieden: bei manchen schlüpfen die Plasmaleiber leicht und ohne Unterbrechung ihrer Vorwärtsbewegung aus, etwa wie große Schwärmsporen aus dem geöffneten Zoosporangium (z. B. die Zellen der Epidermis von Tulpenzwiebelschalen, morphologische Unterseite!) — bei anderen werden sie durch mehr oder minder zahlreiche dünne Plasmafäden an der Zellhaut und im Inneren der angeschnittenen Zellen zurückgehalten (z. B. bei entsprechenden Präparaten von Allium Cepa; . . . . .“ Küster scheint demnach Plasmafäden in den plasmolysierten Zellen der Tulpenzwiebelschalen nicht wahrgenommen zu haben. Daß nun dieses Objekt in seinen Kontraktionserscheinungen von den in der vorliegenden Arbeit geschilderten Vorgängen in keiner Weise abweicht, war anzunehmen. Eine genaue Untersuchung hat die Richtigkeit dieser Annahme vollauf bestätigt.

Als weitere Objekte, an welchen sich das protoplasmatische Netzwerk mehr oder weniger leicht nachweisen ließ, wären hier noch zu nennen: Hyacinthus orientalis, Tradescantia virginica, Iris germanica, Agave americana, Pontederia crassipes, Symphoricarpus

racemosus, Zea Mays. Betreffs der Teile, welche von diesen Objekten bei der Untersuchung zur Verwendung kamen, sei auf das Kapitel „Untersuchungsmaterial“ S. 18 dieser Arbeit verwiesen.

4. Gründe für das netzartige Haftenbleiben von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse.

Die bisherigen Untersuchungen haben gezeigt, daß sich bei plasmolytischer Kontraktion ein protoplasmatisches Netzwerk auf der Innenseite der Zellwand bildet. Dieses Netzwerk ist aus Hyaloplasma und Körnerplasma aufgebaut. Das Haftenbleiben der bei der Plasmolyse entstehenden Fäden ist, sofern nicht Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen in Betracht kommen, durch dieses Netzwerk bedingt. Es fragt sich nun weiter, wodurch das Netzwerk selbst haftet. Diese Frage durch direkte mikroskopische Beobachtung zu lösen, ist von mir vergeblich versucht worden.

Eine Möglichkeit, die Verhältnisse zu klären, konnte vielleicht die Aufhebung der Plasmolyse bieten. Ich hoffte, durch die Beobachtung des Vorganges der durch langsamen Zusatz von Wasser rückgängig gemachten Plasmolyse — ein Prozeß, den wir kurz als „Deplasmolyse“ bezeichnen wollen —, sowie durch eine nach erfolgter Deplasmolyse eingeleitete erneute Plasmolyse Aufklärung über den Grund des netzartigen Haftenbleibens von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse wie überhaupt über die Beziehungen zwischen Plasma und Zellwand zu erlangen. Sind es doch, wie schon Chodat und Boubier hervorhoben, im wesentlichen zwei Möglichkeiten, durch welche die plasmolytischen Kontraktionserscheinungen hervorgerufen werden könnten. Einmal könnte die Ursache für das Haftenbleiben von Plasma in einer innigen Wechselbeziehung zwischen Plasma und Zellwand, in einer gegenseitigen Verwachsung beider, zu suchen sein. Andererseits könnte die in Frage stehende Erscheinung aber auch durch die Konsistenz des Plasmas ihre Erklärung finden. Dies würde eine starke Viskosität nicht nur der äußersten Plasmaschicht, sondern der gesamten Plasmamasse zur Voraussetzung haben, da die bloße Erscheinung der Adhäsion des Plasmas an der Membran wohl kaum als Erklärungsursache hinreichen würde. Die Deplasmolyse mit anschließender erneuter Plasmolyse sollte eine Handhabe bieten, in dieser Frage eine Entscheidung herbeizuführen.

Die folgenden Untersuchungen sind wiederum zunächst an Epidermispräparaten von Allium Cepa angestellt worden. Hierauf erfolgte die Nachprüfung der Ergebnisse an einigen weiteren Objekten.

a. Die Deplasmolyse.

Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von Allium Cepa wurden der Plasmolyse unterworfen. Um die schädigende Wirkung des Kalisalpeters bei diesen Untersuchungen von vornherein vollkommen auszuschalten, wurde ausschließlich mit Traubenzuckerlösungen gearbeitet. Die Plasmolyse wurde soweit fortgesetzt, bis ein möglichst allseitiges Zurückweichen des Protoplasten von der Zellwand erzielt war. Um nun einen Einblick in die Beziehungen zwischen Plasma und Zellwand zu erhalten, war es zunächst erforderlich, alle zwischen dem kontrahierten Protoplasten und der Membran bestehenden Verbindungen zu beseitigen. Von einer gewaltsamen Zerstörung der Plasmafäden, etwa auf mechanischem Wege, mußte natürlich abgesehen werden, da ja durch einen derartigen Eingriff die ganze Zelle stark geschädigt worden wäre. Zudem bedurfte es überhaupt keiner äußeren Veranlassung, da — wie wir gesehen haben — der Zerfall der Plasmafäden und des Netzwerkes bald nach vollendeter Plasmolyse von selbst einsetzt. Es war daher nur notwendig, das Ende dieser Zerfallserscheinungen abzuwarten, um dann die Plasmolyse rückgängig zu machen. Anfangs wurde denn auch in der Weise verfahren, daß mit der Deplasmolyse erst begonnen wurde, nachdem sämtliche Verbindungen zwischen dem kontrahierten Plasmaleibe und der Zellwand durch den Zerfall zerstört worden waren. Da sich jedoch die Plasmafäden zum Teil recht lange erhalten, mußte die Deplasmolyse nur allzuoft beträchtlich hinausgeschoben werden. Häufig waren selbst nach 8—12 Stunden noch Plasmafäden vorhanden. Nun stellte sich aber heraus, daß der Versuch, die Plasmolyse dann noch rückgängig zu machen, mißlang. Die kontrahierten Protoplasten vergrößerten zwar ihr Volumen bei allmählichem Zusatze von Wasser, doch platzten sie stets, noch ehe sie die Zellwand überall vollkommen erreicht hatten. Demnach mußten an dem kontrahierten Protoplasten Veränderungen vor sich gegangen sein, welche die Untersuchungsmethode in der bisherigen Form undurchführbar werden ließen. Auf diese Veränderungen wird im folgenden Abschnitte noch genauer einzugehen sein.

War es somit nicht möglich gewesen, auf dem eingeschlagenen Wege zum Ziele zu gelangen, so sollten dieselben Versuche doch den Ausgangspunkt für die weiteren Untersuchungen bilden. Es zeigte sich nämlich, daß bei dem Bestreben, die Plasmolyse rückgängig zu machen zu einem Zeitpunkte, wo die Plasmafäden noch nicht dem Zerfall anheimgefallen waren, Plasmafäden und Netzwerk durch den Zusatz von Wasser sofort in Zerfall übergingen. Läßt man zu plasmolysierten Zellen, in denen Plasmafäden und Netzwerk in schönster Form ausgebildet sind, langsam Wasser zufließen, so werden dadurch diese Bildungen meist zerstört, bevor noch eine durch die Konzen-

trationserniedrigung bedingte merkliche Ausdehnung des kontrahierten Protoplasten eingesetzt hat. Das Protoplasma der Fäden und des Netzwerkes zieht sich dabei zu größeren und kleineren ganz unregelmäßig verteilten Plasmatropfen zusammen. An diesen Zerfallsprodukten kann man häufig weit deutlicher die mikrosomenartigen Einschlüsse erkennen, als das bei der feinen Verteilung an den Plasmafäden und dem Netzwerke selbst möglich ist. Erreicht der sich ausdehnende Protoplast die Zellwand, dann vereinigt er sich wieder mit diesen Plasmaansammlungen. Die Plasmatropfen werden von der Hauptmasse resorbiert. Ist zwischen der ersten Plasmolyse und der Deplasmolyse einige Zeit verstrichen, so kann man mitunter beobachten, wie einzelne der Plasmatropfen von dem Protoplasten nicht wieder aufgenommen werden, während gleichzeitig andere mit ihm verschmelzen. Solche Plasmatropfen werden dann bei der Berührung mit dem Protoplasten an der Zellwand plattgedrückt, oder der Protoplast wird an der betreffenden Stelle eingedellt. Ob es sich bei diesem Vorgange um bereits abgestorbene Plasmatropfen handelt, ist schwer zu entscheiden, da durch Färbung mit Eosin stets auch das lebende Plasma in Mitleidenschaft gezogen wird. Dieser Punkt ist jedoch für die Beantwortung der hier aufgeworfenen Frage ohne Bedeutung. Dagegen ist es von großer Wichtigkeit, daß durch die langsame Anwendung der Deplasmolyse die Verbindungen zwischen der Zellwand und dem sich ausdehnenden Protoplasten zerstört werden, noch lange bevor der letztere die Membran wieder erreicht hat.

Hat sich der vorher kontrahierte Plasmaleib wieder allseitig der Zellwand angelegt, dann kann von neuem mit der Plasmolyse begonnen werden. Hierbei zeigt sich folgendes: Bei der Einwirkung von Traubenzuckerlösung zieht sich der Protoplast von der Zellwand zurück, ohne daß dabei Plasmafäden ausgezogen werden, oder ein der Zellwand eng anliegendes Netzwerk ausgebildet wird. Allerdings bekommt man mitunter einige Plasmafäden zu Gesicht, denen aber viel eher die Bezeichnung Plasmastränge zukommt, da sie meist sehr dick sind. Diese Stränge treten zudem nur in geringer Zahl auf. Eigentliche Plasmafäden, wie sie bei erstmaliger Plasmolyse stets überaus zahlreich und bis zur größten Feinheit ausgebildet werden, entstehen bei erneuter Plasmolyse nicht. Trotzdem zieht sich bei der zweitmaligen Plasmolyse der Protoplast durchaus nicht gleichmäßig von der Zellwand zurück. Die Kontraktionserscheinungen gleichen vielmehr sehr stark den bei erstmaliger Plasmolyse beschriebenen Vorgängen. Das Plasma hebt sich zunächst an den verschiedensten Stellen linsenförmig von der Zellwand ab. Allmählich löst sich der Protoplast auf größeren Strecken von der Membran los, während er an anderen Stellen noch mit derselben verbunden bleibt. Bei der Unregelmäßigkeit des Los-

lösungsvorganges werden nicht selten größere und kleinere Plasmaportionen auf der Zellwand zurückgelassen, die dann häufig durch Plasmabrücken auch weiterhin mit der sich kontrahierenden Hauptmasse zusammenhängen.

Die Vorgänge und Erscheinungen der nach erfolgter Deplasmolyse erneut eingeleiteten Plasmolyse vermögen demnach die aufgeworfene Frage nach dem Haftenbleiben von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse nicht zu entscheiden. Nach den bisherigen Beobachtungen könnte man zwar annehmen, daß in Zellen, die noch keinem plasmolysierend wirkenden Agens ausgesetzt gewesen sind, eine innige Wechselbeziehung zwischen dem Protoplasten und der Zellwand besteht, daß vermutlich eine gegenseitige Verwachsung beider Komponenten vorliegt. Es spricht jedoch auch nichts gegen den Versuch, das Haftenbleiben von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse ausschließlich auf seine Konsistenz (Viskosität) und auf Adhäsion zurückzuführen. Gegen die Berechtigung dieser zweiten Annahme können wohl kaum die Verschiedenheiten, die sich zwischen den bei erstmaliger Plasmolyse auftretenden Erscheinungen und denen bei erneuter Plasmolyse nach voraufgegangener Deplasmolyse ergeben haben, als stichhaltige Gründe ins Feld geführt werden. Denn daß die Erscheinungen bei der ersten und zweiten Plasmolyse nicht vollkommen identisch sein würden, war zu erwarten, da der sich bei der erstmaligen Plasmolyse abspielende Zerreißungsvorgang, sowie das Absterben oberflächlicher Partien zweifellos eine Konsistenzveränderung der Plasmaoberfläche bedingt, die wohl zur Erklärung der geringeren Klebrigkeit bei der zweitmaligen Plasmolyse ausreichen würde.

Der Versuch, an Spirogyren die plasmolytische Kontraktion rückgängig zu machen, um das Material dann einer erneuten Plasmolyse unterziehen zu können, mißglückte, da diese Algen kaum die Deplasmolyse überstanden, geschweige denn, daß es möglich gewesen wäre, sie einer nochmaligen Plasmolyse zu unterziehen. Dagegen erwiesen sich die Zwischenlamellen der Blatt- und Blütenstiele von Pontederia für diese Versuche als geeignet. Die Untersuchungsergebnisse an Pontederia zeitigten keine Abweichungen von denen bei Allium Cepa.

b. Die Zellwandneubildung an plasmolysierten Protoplasten von Allium Cepa.

Im vorigen Abschnitte war bei dem Bestreben, die Plasmolyse durch langsamen Zusatz von Wasser rückgängig zu machen, bereits angedeutet worden, daß nach 8–12 Stunden die Deplasmolyse nicht mehr vollständig durchführbar war. Es lag nahe, einmal den hierfür verantwortlich zu machenden Ursachen nachzugehen. Höchst wahr-

scheinlich war der Grund in Zellhautneubildung an der Oberfläche des kontrahierten Protoplasten zu suchen. Um diese Frage zu lösen, wurden Stücke der Epidermis von Allium Cepa-Schuppen in 10prozentige Traubenzuckerlösung, die sich in einem gut verschließbaren Gläschen befand, gelegt. Nach 24 Stunden wurden die plasmolysierten Zellen unter dem Mikroskope betrachtet. Die kontrahierten Plasmaleiber hatten in den einzelnen Zellen mehr oder weniger Kugelform angenommen. Trotzdem waren die Protoplasten den Längswänden der Zellen noch fest angelagert. Netzstruktur und Plasmafäden waren jedoch vollkommen verschwunden. Dieses Material wurde nunmehr der Plasmolyse mit konzentrierter Kalisalpeterlösung unterzogen. Die erneute Kontraktion hatte die sofortige Entstehung des bekannten protoplasmatischen Netzwerkes an den Stellen der Innenseite der Zellwand zur Folge, an welchen dieselbe vor der Plasmolyse mit Kalisalpeter noch mit dem Protoplasten in Zusammenhang gestanden hatte. Gleichzeitig konnte man beobachten, wie bei der Kontraktion Plasmafäden ausgezogen wurden. Alle diese Fäden mündeten im Netzwerke und führten demgemäß nur nach den Stellen der Zellwände, denen das Plasma vor der Plasmolyse mit Kalisalpeter angelegen hatte. — In Figur 8, Tafel I war, als die Aufnahme gemacht wurde, das protoplasmatische Netzwerk bereits stark im Zerfall begriffen. Immerhin kann man an den Spuren des Netzwerkes noch deutlich die Stellen erkennen, bis zu denen der Plasmaleib vor der zweiten Kontraktion mit der Zellwand in Verbindung gestanden hatte.

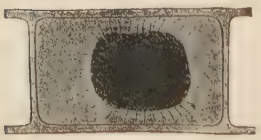
Wird dagegen Zellmaterial, das 2mal 24 Stunden in 10prozentiger Traubenzuckerlösung gelegen hat, mit konzentrierter Kalisalpeterlösung plasmolysiert, so bekommt man zwar wiederum Netzwerk und Plasmafäden zu Gesicht, diesmal endigen jedoch nicht alle Plasmafäden nur an der alten Zellwand, wie es die Untersuchung des Materials nach 1mal 24 Stunden ergeben hatte, sondern man kann deutlich feststellen, daß jetzt auch zahlreiche Fäden den Zellwänden parallel verlaufen bis zu einer feinen Lamelle — der Grenzschicht — die genau die Stelle kennzeichnet, bis zu der sich der Plasmaleib vor der erneuten Plasmolyse mit Kalisalpeter erstreckt hatte. Besonders scharf tritt diese Erscheinung in Tafel I, 9 zutage. Das Material hatte in diesem Falle 4mal 24 Stunden in 10prozentiger Traubenzuckerlösung verweilt. Die Plasmolyse mit konzentrierter Kalisalpeterlösung lieferte dann das reproduzierte Bild. Das kontrahierte Zellinnere hatte nach der ersten Plasmolyse die Kugelform nicht erreicht. Unter der Einwirkung der konzentrierten Kalisalpeterlösung verringerte sich das Volumen noch um ein Beträchtliches. Durch die erneute Kontraktion wurden zahlreiche straff gespannte Plasmafäden zwischen der Grenzschicht und dem Plasmaleibe ausgezogen.

Auch hier befindet sich diese Grenzschicht stets an der Stelle, bis zu welcher sich das Plasma nach der ersten Plasmolyse zurückgezogen hat. Die Grenzschicht wies im Präparate viele größere und kleinere mikrosomenartige Gebilde auf; es kommt dies auch in der Mikrophotographie zum Ausdruck. Ferner läßt dieselbe an der Schärfe der Zellwände deutlich erkennen, daß diese Aufnahme dem Lumen der Zelle — etwa der Mittelebene — entstammt im Gegensatze zu der Mikrophotographie Tafel I, 8. Hier deuten die unscharfen Konturen der Zellwände von vornherein darauf hin, daß wir eine Wiedergabe der oberen Zellwandfläche vor uns haben, daß also tatsächlich das sichtbare Netzwerk der Innenseite der Membran eng anliegt.

Das, was bisher kurz als Grenzschicht bezeichnet worden ist, ist zweifellos neu gebildete Zellhaut. Aus dem oben Mitgeteilten geht klar hervor: Die Zellhaut hat sich nach der mit Traubenzuckerlösung vollzogenen ersten Plasmolyse allmählich gebildet.

Nicht immer ist es erforderlich, bei Allium Cepa einen Zeitraum von 2mal 24 Stunden verstreichen zu lassen, um die Neubildung einer Zellhaut um den kontrahierten Protoplasten konstatieren zu können. In den abnorm warmen Sommermonaten des Jahres 1911 konnten nach 24 Stunden, ja selbst schon nach 16—18 Stunden, an den Epidermispräparaten, die sich in 10prozentiger Traubenzuckerlösung befunden hatten, bei erneuter Plasmolyse mit konzentrierter Kalisalpeterlösung zarte Zellhautneubildungen wahrgenommen werden. Inwieweit die Zellhautneubildung von der Konzentration sowie von der Temperatur des Plasmolytikums abhängt, ist nicht weiter untersucht worden.

Über Zellhautneubildung ist bereits von verschiedenen Forschern gearbeitet worden. So schreibt Klebs (1886—1888) über seine Ergebnisse an Zygnema-Zellen (S. 527): „Bei der ersten Plasmolyse von Zygnema-Zellen in konzentrierter Zuckerlösung sind sehr zahlreiche zarte Pseudopodien vorhanden, welche bis zur Zellwand gehen. Schon nach 24 Stunden sind sie verschwunden, augenscheinlich eingezogen, weil keine Spur von Plasmateilchen oder Körnchen sich später vorfindet; bisweilen allerdings können die Pseudopodien sich mehrere Tage erhalten. — Wenn man nun auf die vollständig abgerundete Kugel des kontrahierten Protoplasten konzentrierte Salpeterlösung einwirken läßt, so erfolgt eine stärkere Kontraktion und wieder eine Neubildung von Pseudopodien, welche diesmal aber frei endigen (Tafel VI, Fig. 18).“ — Es sei gestattet, an dieser Stelle die von Klebs als Erläuterung beigegebene Fig. 18, Tafel VI zu reproduzieren, da dieselbe durchaus unserer Mikrophotographie Fig. 8, Tafel I entspricht. Freilich dürfte die Angabe dieses Forschers, daß die nach



24 Stunden bei erneuter Kontraktion von ihm beobachteten „Pseudopodien“ „diesmal aber frei endigen“, den tatsächlichen Verhältnissen nicht ganz entsprechen. Vielleicht ist Klebs, der diese Mitteilung als beiläufige Beobachtung wiedergibt, bei der mikroskopischen Betrachtung die im Anfange ihrer Entstehung äußerst feine Zellhaut entgangen. Wahrscheinlicher ist es jedoch, daß die von ihm beobachteten und in der Fig. 18 abgebildeten „Pseudopodien“ ausschließlich an den alten Zellwänden ansetzten. Es würde sich dann um die analoge Erscheinung handeln, die durch unsere Figur 8, Tafel I veranschaulicht werden soll.

Überhaupt scheinen von Klebs Vorgänge bei der plasmolytischen Kontraktion beobachtet worden zu sein, die zu den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit in enger Beziehung stehen. Zu dieser Annahme berechtigen wohl die nachfolgenden kurzen Mitteilungen dieses Autors. „Sehr häufig beobachtet man nach Trennung der neuen Zellwand vom Protoplasten mit Hilfe der Plasmolyse eine sehr deutliche körnige Struktur derselben, die aber möglicherweise auf Plasmakörnchen zurückzuführen ist, die an der Innenseite der Zellhaut festkleben.“ (S. 508.) An einer anderen Stelle heißt es: „Nur kurz erwähnen will ich, daß es mir an den Blattzellen von Elodea aufgefallen ist, wie nach dreitägigem Aufenthalt in 15% R-Zucker (Rohrzucker) sich mehrfach durch erneute Plasmolyse ein äußerst zartes Häutchen vom Protoplasten abheben ließ, das nicht homogen wie die spätere Zellhaut war, sondern ohne Anwendung von sonstigen Reagentien ein Netzwerk von feinen Balken und hier und dort auch Körnchen, in anderen Fällen nur letztere zeigte. Noch deutlicher bemerkte ich eine entsprechende Erscheinung bei einigen Blattzellen von Funaria, welche in 20% R-Zucker und 0,05 chromsaurem Kali neue Zellhaut bzw. mehrere neue Zellhautkappen gebildet hatten, und bei denen bei erneuter Plasmolyse mit Salpeter zum Teil die Hautschicht sich vom übrigen Plasma trennte, als deutlich körnige Schicht der neuen Zellwand anliegend (Tafel VI, Fig. 22).“ (S. 512.)

Nach Klebs erscheint die neue Zellhaut in reiner Zuckerlösung als eine dünne, zarte, aber beiderseits scharf begrenzte und stets homogene Schicht. Die Untersuchungen dieser Arbeit legen jedoch die Vermutung nahe, daß die neue Zellhaut allmählich aus den äußersten Schichten des kontrahierten Plasmaleibes entsteht, und daß somit Mikrosomen von Anfang an an ihrer Bildung teilnehmen. Hierfür gibt die direkte mikroskopische Beobachtung den besten Beleg. Zudem war niemals eine Differenzierung zwischen der neugebildeten Zellhaut und den auf dieser bei erneuter Plasmolyse zurückbleibenden netzartig verteilten Plasmaresten wahrzunehmen. Auch gehen, wie aus Fig. 9, Tafel I deutlich zu ersehen ist, die ausgezogenen Plasma-

fäden ohne Unterbrechung in die neu gebildete Zellhaut über. Schließlich fragt es sich, ob man nach so tiefgreifenden Veränderungen, wie sie sich unter dem Einflusse plasmolysierend wirkender Agentien im Protoplasma abspielen, nach erfolgter Plasmolyse überhaupt noch von einer Differenzierung in Hyaloplasma und körnerführendes Plasma sprechen kann, sodaß man einzig und allein dem Hyaloplasma die Beteiligung an dem Aufbau der neu zu bildenden Zellwand zuschreiben könnte.

In seiner Abhandlung „Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse“ bringt Küster Untersuchungen, die er über die Neubildung von Zellhaut um kontrahierte Protoplaste angestellt hat. Es gelang ihm, an Präparaten von Allium Cepa-Zellen, die 3mal 24 Stunden in n-Rohrzucker gelegen hatten, eine sehr feine Membran nachzuweisen. Diese Membran wurde bei aufmerksamer Prüfung an vielen Zellen sichtbar, wenn in ihnen durch Anwendung noch stärkerer Rohrzuckerlösung erneute Kontraktion des Plasmas hervorgerufen wurde. Bei Material, das nur 24 Stunden in n-Rohrzucker gelegen hatte, konnte Küster niemals neu gebildete Häute nachweisen. „Überdies spricht gegen ihr Vorhandensein schon die Beobachtung, daß bei sehr langsamer Beseitigung der plasmolysierenden Flüssigkeit die Protoplasten vielfach ganz regelmäßig an Volumen zunehmen und keinerlei Sprengungen eintreten.“ (S. 694.) Diese Methode — Deplasmolyse — ist dem Verfahren der erneuten Kontraktion entgegengesetzt. Ihre Anwendung bietet, ebenso wie die wiederholte Plasmolyse, die Möglichkeit zu zeigen, daß die neue Zellhaut erst allmählich nach erfolgter erstmaliger Plasmolyse gebildet wird.

Die Tatsache, daß in Zellen, die sich mit einer neuen Zellhaut umgeben haben, bei Plasmolyse von dem sich kontrahierenden Protoplasten Plasmafäden ausgezogen werden, sowie die Ausbildung des der Zellhaut eng anliegenden plasmatischen Netzwerkes in solchen Zellen, nicht zum wenigsten jedoch die mikroskopische Struktur der neu gebildeten Zellhaut selbst, weisen auf eine innige Wechselbeziehung zwischen Plasma und Zellhaut hin. Berücksichtigt man noch die Art und Weise der Entstehung der Zellhaut direkt aus der kontrahierten Plasmamasse heraus, so kann es nicht wundernehmen, da Plasma und Zellhaut unmerklich ineinander übergehen, daß vermutlich eine innige Verwachsung zwischen beiden vorhanden ist.

Es war bereits früher darauf hingewiesen worden, daß es nicht gelungen ist, an normalen Zellen — d. h. Zellen, die noch keinem plasmolysierenden Agens ausgesetzt gewesen waren, und die somit noch ihre ursprüngliche Zellhaut besaßen — durch direkte mikroskopische Beobachtung die Frage nach dem Grunde des Haftenbleibens von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse zu beantworten.

Vergleicht man nun die Vorgänge, wie sie sich unter dem erstmaligen Einflusse plasmolysierend wirkender Lösungen in solchen normalen Zellen abspielen, mit den Kontraktionserscheinungen in Zellen mit einer neu gebildeten Zellhaut, so kann man sich bei der vollkommenen Übereinstimmung wohl kaum der Annahme verschließen, daß auch in normalen Zellen eine innige Wechselbeziehung, eine feste mikroskopisch nicht ohne weiteres wahrnehmbare Verwachsung zwischen Plasma und Zellwand besteht.

D. Schlußbetrachtung.

Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen ist es nicht mehr statthaft, den plasmolytischen Prozeß in der heute üblichen Weise als einen einfachen Loslösungsvorgang des Plasmas von der Zellwand aufzufassen. Trotzdem dürfte durch diese Klärung der Verhältnisse die praktische Verwendbarkeit der plasmolytischen Methode nicht weiter berührt werden. Wenn man auch bei der Messung der Höhe des Turgordruckes in Pflanzenzellen bisher annahm, daß mit dem Beginne der ersten sichtbaren Abhebung der Innendruck gerade aufgehoben sei, so werden die Ergebnisse dieser Druckmessungen doch kaum eine merkliche Änderung erfahren durch die Erkenntnis der Tatsache, daß dem ersten sichtbaren Zurückweichen des Plasmas von der Zellwand bereits eine Dehnung der gesamten Plasmamasse vorausgeht. Diese Dehnungserscheinungen wären ja streng genommen als die ersten Anzeichen der Aufhebung des in den Zellen wirksamen osmotischen Druckes anzusehen. Es ist auch höchst wahrscheinlich, daß bereits dieser Vorgang einen Aufwand von Energie erfordert, der in einer wenn auch nur geringen Steigerung der Konzentration des plasmolysierend wirkenden Außenmediums zur Geltung kommen muß. Das Plasma wird der Dehnung stets einen gewissen Widerstand entgegensetzen, der sich in dem Bestreben geltend macht, den ursprünglichen Zustand beizubehalten und, wenn möglich, in denselben zurückzukehren. Da nun die Werte zur Ermittelung des Turgordruckes mit Hilfe der Vergleichsmethode gewonnen werden, so fallen um diesen Mehrbetrag an Energie, der zunächst die Dehnung und sodann die Zerreißung der Plasmaschicht bewerkstelligen muß, alle Messungen des osmotischen Druckes im Inneren der Zelle zu hoch aus. Feststellungen über die Größe dieser Fehlerquelle werden sich bei der unzureichenden Kenntnis des Aggregatzustandes des Protoplasmas nur sehr schwer machen lassen. Es darf jedoch wohl angenommen werden, daß die Abweichungen meist nur gering sein werden, sodaß sie noch innerhalb der Fehlergrenzen bleiben.

Schwieriger ist es dagegen, zu der Frage nach der Schicht, welche für die diosmotischen Vorgänge verantwortlich zu machen ist, Stellung

zu nehmen. Wir haben bereits gesehen, daß Pfeffer das Zustandekommen der osmotischen Leistungen auf die von ihm geforderte Plasmahaut, der „andere Strukturverhältnisse und Eigenschaften als dem umschlossenen Protoplasma“ (1886, S. 316) zukommen, zurückführt. Aus seinen Ausführungen geht deutlich hervor, daß er sich diese Plasmahaut nach erfolgter Kontraktion durch plasmolysierende Agentien noch dem kontrahierten Zelleibe anliegend denkt. Es sei hier, abgesehen von den im ersten Teile gegebenen diesbezüglichen Belegen, eine Stelle aus seiner „Pflanzenphysiologie“ angeführt: „ . . . . Wenn Plasmolyse herbeigeführt ist, so bleibt dasselbe Verhältnis bestehen, da jetzt an Stelle des Gegendruckes der stützenden Zellwand der osmotische Druck der plasmolysierenden Lösung gegen die Hautschicht getreten ist.“ (S. 118.)

Eine derartige Forderung läßt sich schwer mit den Vorgängen in Einklang bringen, wie sie sich bei der Plasmolyse tatsächlich abspielen. Offenbar spricht die Dehnung und Zerreißung des Plasmas bei plasmolytischer Kontraktion durchaus dagegen, daß eine den gesamten Protoplasten in normalem Zustande gegen die Zellwand abgrenzende Plasmahaut auch noch nach erfolgter Plasmolyse dem kontrahierten Zellinneren auflagert. Auf Grund der geschilderten plasmolytischen Kontraktionserscheinungen ist gewiß die Annahme berechtigt, daß bei der Plasmolyse nicht eine äußere Plasmahaut (Hautschicht) für den eigentlichen Kontraktionsvorgang maßgebend ist, sondern daß an deren Stelle entweder die ganze Plasmamasse oder nur die innere Plasmahaut (Vakuolenwand) von ausschlaggebender Bedeutung sein wird, da diese im Gegensatze zur äußeren Plasmahaut durch die Kontraktion in ihrer Funktion nicht gestört wird.

Inwieweit jedoch die für die Plasmolyse angenommenen Verhältnisse auch auf normale unplasmolysierte Zellen übertragen werden dürfen, ist ohne weiteres nicht zu entscheiden. Müssen wir uns doch stets vergegenwärtigen, daß bei dem Dehnungs- und Zerreißungsvorgange bei Plasmolyse in den gesamten Protoplasten tief eingreifende Veränderungen vor sich gehen, wie sie sich in Pflanzenzellen unter natürlichen Verhältnissen niemals abspielen werden.

E. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit haben zu nachstehenden Resultaten geführt:

1. Unter dem Einflusse plasmolysierend wirkender Lösungen auf Pflanzenzellen findet in diesen zunächst Dehnung und darauf folgend Zerreißung des Plasmas statt.

2. Infolge des Zerreißungsvorganges werden Plasmafäden in großer Anzahl zwischen der Zellwand und dem sich kontrahierenden Proto-

plasten ausgezogen. Diese Plasmafäden können sehr verschiedene Dicke aufweisen.

3. Gleichzeitig mit den Plasmafäden tritt als direkte Folge des Zerreißungsprozesses ein der Zellwand eng anliegendes protoplasmatisches Netzwerk in die Erscheinung.

4. Dieses Netzwerk bildet, vornehmlich in seinen Verzweigungspunkten, die Ansatzstellen für die zahlreichen durch die Plasmolyse hervorgerufenen Plasmafäden.

5. An dem Aufbau der Plasmafäden und des Netzwerkes nehmen sowohl Hyalo- wie Körnerplasma teil. Neben Mikrosomen treten in chlorophyllhaltigen Zellen, besonders in den größeren Plasmaansammlungen auf der Innenseite der Zellwand, des öfteren auch Chlorophyllkörner auf.

6. Als Grund für das Haftenbleiben von Plasma an der Zellwand bei Plasmolyse dürfte eine innige Wechselbeziehung (Verwachsung) zwischen beiden Komponenten anzunehmen sein.

Die vorliegenden Untersuchungen sind im botanischen Institute der Universität Halle in der Zeit vom Juli 1910 bis zum Herbst 1911 unter Leitung von Herrn Professor Dr. Karsten und Herrn Dr. Pringsheim ausgeführt worden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Karsten, möchte ich an dieser Stelle für seine mannigfachen Ratschläge während der Fertigstellung meiner Arbeit ganz besonders danken. Ebenso bin ich Herrn Dr. Pringsheim für seine gütige Unterstützung herzlich dankbar.

Literaturnachweis.

Bower, F. O., On Plasmolysis and its bearing upon the relations between cell wall and protoplasm. Quarterly Journal of Microscop. Science. New Ser. Vol. XXIII. 1883. S. 151—168.

Chodat, R. et Boubier, A. M., Sur la plasmolyse et la membrane plasmique. Journal de Botanique. T. XII. 1898. No. 8. S. 118—132.

Frank, A., Lehrbuch der Botanik. 1892.

Gardiner, W., On the continuity of the Protoplasm through the walls of vegetable cells. Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg. 1884. Bd. III. Heft 1. S. 52—87.

Giesenhagen, K., Lehrbuch der Botanik. 1894.

Goroschankin, J., Zur Kenntnis der Korpuskula bei den Gymnospermen Bot. Zeitg. 1883. No. 50. S. 825—831.

Hansen, A., Pflanzen-Physiologie. 1890.

Hansteen, B., Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. Pringsh. Jahrb. 1892. Bd. 24. S. 317—362.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 1906.

Hillhouse, W., Einige Beobachtungen über den interzellularen Zusammenhang von Protoplasten. Bot. Zentralbl. 1883. Bd. 14. S. 89—94 und S. 121—125.

Hofmeister, W., Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Jönsson, B., Siebähnliche Poren in den trachealen Xylemelementen der Phanerogamen, hauptsächlich der Leguminosen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1892. Bd. 10. S. 494—513.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1908.

Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. a. d. Bot. Inst. z. Tübingen 1886—1888. Heft 2. S. 489—568.

Kohl, F. G., Protoplasmaverbindungen bei Algen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1891. Bd. 9. S. 9—17.

Küster, E, Über die Verschmelzung nackter Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1909. Bd. 27. Heft 10. S. 589—598.

— Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Flora. 1910. Bd. 100. Heft 2. S. 267—287.

— Eine Methode zur Gewinnung abnorm großer Protoplasten. Sonderabdr. a. d. Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Organismen. XXX. (Fest-) Band f. Prof. Roux. I. Teil. 1910. S. 351—355.

— Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse. Abdr. a. d. Zeitschr. f. Bot. 1910. 2. Jahrg. Heft 11. S. 689—717.

Meyer, A., Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius, mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. Bot. Zeitg. 1896. Heft 11 und 12. S. 187—217.

Nägeli, C., Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Zürich 1855.

Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.

— Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Unters. aus d. Bot. Inst. zu Tübingen. 1886—1888. Bd. II, Heft 2. S. 179—332.

— Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandlung der mathem.-physik. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften. 1890. Bd. 16. S. 187—344.

— Pflanzenphysiologie. 1897. Bd. I.

Poirault, G., Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires. Annales des sciences naturelles, VII. Série. Botanique. Bd. XVIII. 1893. S. 113—256.

Pringsheim, N., Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 1854.

Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1887.

Strasburger, E., Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Pringsh. Jahrb. 1901. Bd. 30. S. 493—610.

Strasburger, Jost, Schenck, Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena 1911.

Tangl, E., Über offene Kommunikation zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Pringsh. Jahrb. 1879—1881. Bd. 12. S. 170—190.

de Vries, H., Über die Ausdehnung wachsender Pflanzenzellen durch ihren Turgor. Bot. Ztg. 1877. Bd. 35. S. 1—10.

— Untersuchungen über d. mechanischen Ursachen d. Zellstreckung. Leipzig 1877.

— Leerboek der Plantenkunde. Amsterdam 1880. I. Teil.

— Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Pringsh. Jahrb. 1884. Bd. 14. S. 427—601.

— Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsh. Jahrb. 1885. Bd. 16. S. 465—598.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1—4, 6, 8, 9. Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von Allium Cepa.

Fig. 1. Plasmolytikum 3% KNO_3. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 290fach.

Fig. 2. Plasmolyt 5% KNO_3. Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen; Färbung mit Eosin. Vergr. 290fach.

Fig. 3. Plasmolyt 10% KNO_3. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 290fach. (Von der Kunstanstalt retuchiert.)

Fig. 4. Plasmolyt 7% KNO_3. Fixierung mit Osmiumchromessigsäure; Färbung mit Eosin. Vergr. 570fach.

Fig. 5. Zellen aus dem Marke von Calla. Plasmolyt 10% KNO_3. Fixierung mit Osmiumchromessigsäure; Färbung mit Eosin. Vergr. 570fach.

Fig. 6. Plasmolyt 10% Traubenzucker. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 290fach.

Fig. 7. Epidermiszelle von Tradescantia discolor. Plasmolyt 10% Traubenzucker. Fixierung mit Osmiumchromessigsäure; Färbung mit Eosin. Vergr. 570fach. (Von der Kunstanstalt retuchiert.)

Fig. 8. Erste Plasmolyse mit 10% Traubenzucker; zweite Plasmolyse nach einmal 24 Stunden mit konzentriertem KNO_3. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 290fach.

Fig. 9. Erste Plasmolyse mit 10% Traubenzucker; nach viermal 24 Stunden zweite Plasmolyse mit konzentriertem KNO_3. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 290fach. (Von der Kunstanstalt retuchiert.)

Tafel II.

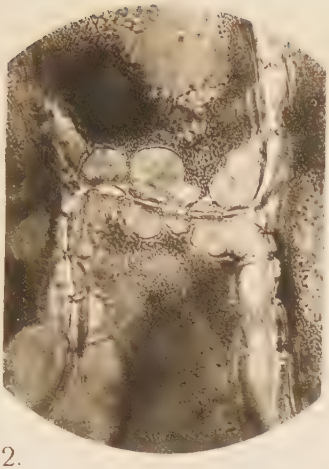
Die Figuren dieser Tafel sind mit Hilfe eines Zeichenapparates (Leitz-Wetzlar) angefertigt worden.

Fig. 1. Obere Flächenansicht einer Epidermiszelle der Zwiebelschuppen von Allium Cepa. Plasmolyt 9% KNO_3. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 315fach.

Fig. 2. Obere Flächenansicht einer Epidermiszelle eines grünen Sprosses von Allium Cepa. Plasmolyt 10% Traubenzucker. Direkte Färbung mit Eosin. Vergr. 1700fach.

Fig. 3. Haarzelle eines spitzendigenden Haares des Blattstieles von Cucurbita Pepo. Erste große Zelle über der Haarbasis. Plasmolyt Traubenzuckerlösung. Fixierung mit Osmiumchromessigsäure; Färbung mit Eosin. Vergr. 550fach.

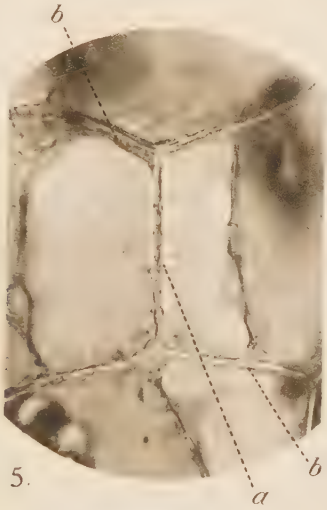
1.



2.

3.

4.

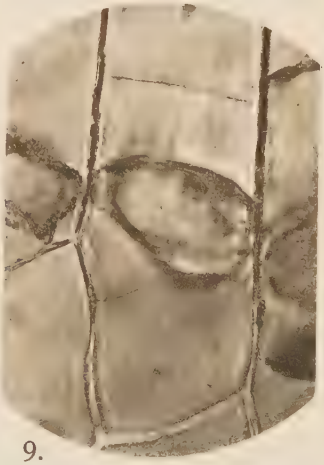


5.

6.

7.

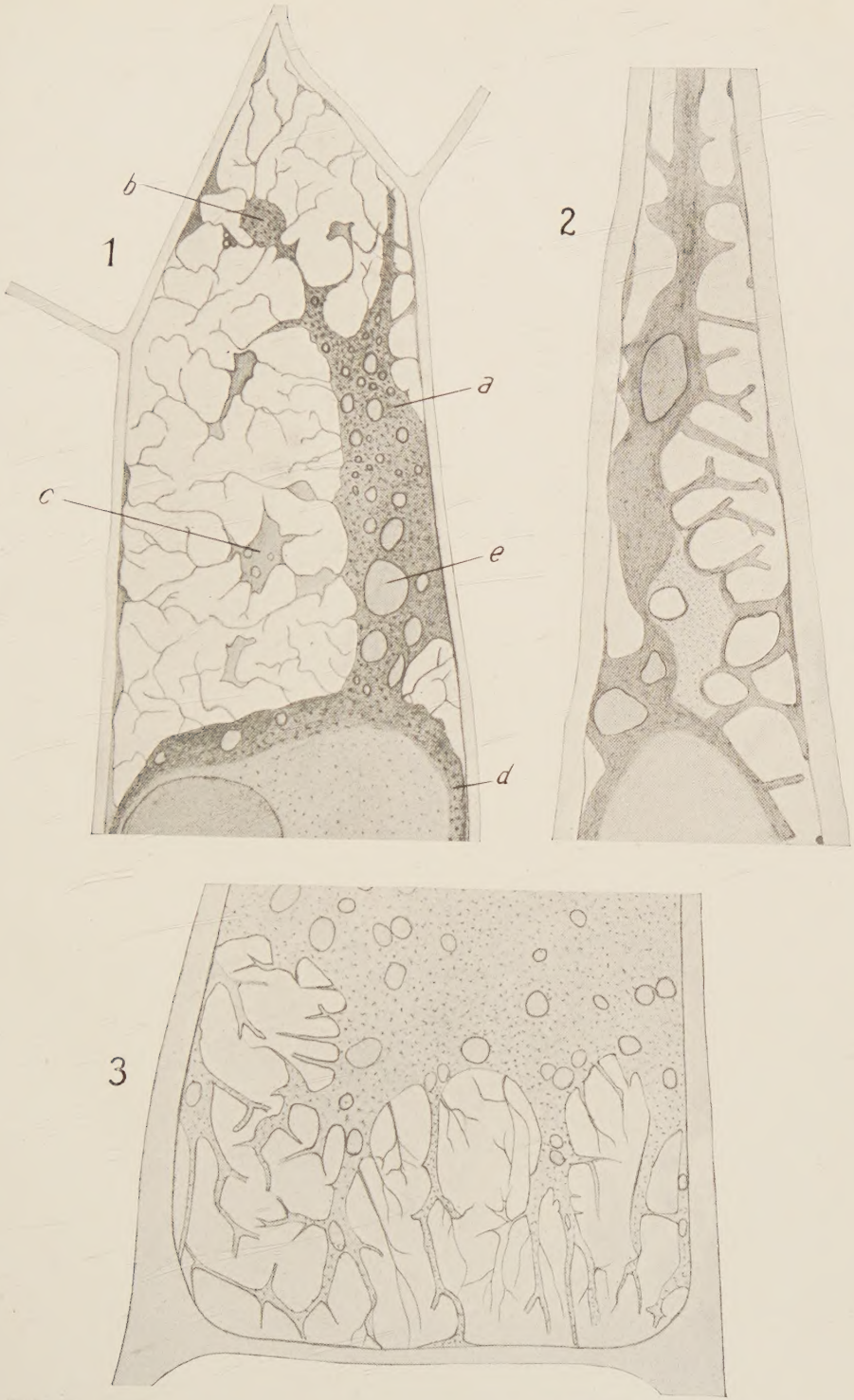
8.



9.

K. Hecht, phot.

Photogravüre Meisenbach Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.



K. Hecht del.

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig

Lebenslauf.

Ich, Karl Adolf Hecht, evangelischer Konfession und preußischer Staatsangehörigkeit, wurde am 9. Juli 1888 zu Mühlhausen i. Thür. als Sohn des Lehrers am Gymnasium Karl Hecht und seiner Ehefrau Alwine, geb. Joedicke, geboren. In meiner Heimatstadt besuchte ich 3 Jahre die Vorschule und von Ostern 1897 ab das städtische Gymnasium, das ich Michaelis 1906 mit dem Reifezeugnisse verließ. Seit dieser Zeit habe ich mich dem Studium der Mathematik und der Naturwissenschaften zunächst an der Universität Berlin und seit Ostern 1907 an der Universität Halle a. S. gewidmet. — Im Wintersemester 1911/12 nahm ich am staatlichen Turnlehrerkursus in Halle teil. Die Abschlußprüfung bestand ich Ostern 1912.

Während meiner Studienzeit besuchte ich Vorlesungen und Übungen folgender Herren Professoren und Dozenten:

Berlin: *Knoblauch, Martens, Schulze, Schwarz, Sorauer.*

Halle: *Boeke, Brüel, Dorn, Ebbinghaus †, Fries, Goldschmidt, Grenacher, Gutzmer, Haecker, Karsten, Klebs, Küster, Luedecke †, Menzer, Mez, Meumann, Muff †, Noll †, Pringsheim, Volhard †, Vorländer, Wangerin, Wüst.*

Allen meinen Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.